# Środowiskowe i metaboliczne uwarunkowania fotosyntezy typu C4

**Chapter** · January 2014





Elzbieta Romanowska
University of Warsaw




Maksymilian Zienkiewicz
University of Warsaw

# Różnorodność biologiczna
# – od komórki do ekosystemu.

Rośliny i grzyby
w zmieniających się
warunkach środowiska




Polskie Towarzystwo Botaniczne
Oddział w Białymstoku

# Różnorodność biologiczna – od komórki do ekosystemu.

## Rośliny i grzyby w zmieniających się warunkach środowiska

pod redakcją
**Iwony Ciereszko** i **Andrzeja Bajguza**

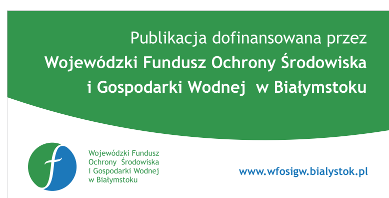
Polskie Towarzystwo Botaniczne
Białystok 2013

Redakcja naukowa

dr hab. **Iwona Ciereszko**, prof. UwB
dr hab. **Andrzej Bajguz**

Recenzenci

prof. dr hab. **Elżbieta Romanowska**; prof. dr hab. **Wiesław Fałtynowicz**; prof. dr hab. **Czesław Hołdyński**; dr hab. **Iwona Ciereszko**, prof. UwB; dr hab. **Mirosława Kupryjanowicz**, prof. UwB; dr hab. **Grażyna Łaska**, prof. PB; dr hab. **Dorota Nalepka**, prof. PAN, Kraków; dr hab. **Andrzej Bajguz**; dr hab. **Agnieszka Gniazdowska-Piekarska**; dr hab. **Bożena Kiziewicz**; dr **Anna Matwiejuk**






ISBN 978-83-62069-37-8

Korekta językowa:
**Urszula Glińska**

Projekt okładki:
**Magdalena Muśko**
wykorzystano fotografie autorstwa: Anety Adamczuk; Ewy Żebrowskiej; Piotra Tałałaja

Redaktor techniczny:
**Andrzej Poskrobko**

Realizacja:
**Agencja Wydawnicza EkoPress**
601 311 838

# Spis treści

Wstęp ........ 7

1. **Elżbieta Romanowska, Wioleta Wasilewska, Ilona Bacławska, Alicja Buczyńska, Maksymilian Zienkiewicz**
Środowiskowe i metaboliczne uwarunkowania fotosyntezy typu C4 ........ 9

2. **Agnieszka Gniazdowska, Katarzyna Budnicka, Urszula Krasuska**
Regulacja spoczynku i kiełkowania nasion – czynniki endogenne i oddziaływania środowiskowe ........ 25

3. **Aneta Adamczuk, Irena Siegień, Iwona Ciereszko**
Udział NO w regulacji wzrostu i morfogenezy roślin w różnych warunkach środowiskowych ........ 39

4. **Andrzej Bajguz, Martyna Pietrasz, Alicja Piotrowska-Niczyporuk**
Rola brassinosteroidów w odpowiedzi roślin na stres abiotyczny ........ 53

5. **Bożena Kozłowska-Szerenos, Iwona Ciereszko**
Udział askorbinianu w odpowiedzi roślin na niekorzystne czynniki środowiska ........ 69

6. **Ewa Żebrowska, Iwona Ciereszko**
Odpowiedź roślin na niedobór fosforanów w podłożu ........ 83

7. **Alicja Piotrowska-Niczyporuk, Andrzej Bajguz**
Fitoremediacja – alternatywa na czyste środowisko ........ 97

8. **Ewa Oleńska**
Interakcje roślina-bakteria jako czynnik tolerancji roślin naczyniowych na metale ciężkie ........ 111

9. **Grażyna Łaska**
Demografia wybranych populacji roślin zielnych w długoterminowych badaniach eksperymentalnych w zmieniających się warunkach środowiska pod wpływem zaburzeń ........ 125

10. **Grażyna Łaska, Aneta Sienkiewicz**
Stan zachowania i zagrożenie populacji *Pulsatilla patens (L.) Mill.* pod wpływem zmiennych warunków środowiska przyrodniczego w Puszczy Knyszyńskiej ........ 143

11. **Aleksander Kołos, Beata Matowicka**
Monitoring zagrożonych gatunków roślin na torfowisku Rynki w Narwiańskim Parku Narodowym ........ 155

12. **Izabela Tałałaj, Emilia Brzosko, Ewa Pirożnikow**
Obce gatunki roślin zagrożeniem dla ekosystemów Biebrzańskiego Parku Narodowego ........ 169

13. **Grażyna Łaska, Monika Kolendo**
Różnorodność biologiczna – florystyczna i zbiorowisk roślinnych śródmiejskiej strefy Białegostoku ........ 183

14. **Grażyna Łaska, Łukasz Kolendo**
Zastosowanie fitoindykacji i technik GIS w ocenie wybranych elementów środowiska przyrodniczego w centrum Białegostoku ........ 197

15. **Mirosława Kupryjanowicz, Magdalena Fiłoc**
Globalne ocieplenie czy kolejne zlodowacenie? Kilka uwag paleoekologa na temat zmian klimatu w przyszłości ........ 211

16. **Marta Szal, Mirosława Kupryjanowicz, Mariusz Wyczółkowski**
Puszcza Galindzka – kto i kiedy przyczynił się do jej wylesienia? ........ 227

17. **Bożena Kiziewicz, Paulina Pawłowska**
Występowanie grzybów i organizmów grzybopodobnych w rzece Świsłocz w profilu granicznym z Białorusią w Bobrownikach ........ 245

18. **Zofia Tyszkiewicz**
Wpływ odwodnienia torfowisk na skład zbiorowisk grzybów glebowych ........ 261

19. **Katarzyna Kolanko**
Porosty borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce ........ 277

20. **Anna Matwiejuk, Emilia Wójtowicz**
Porosty Ełku w województwie warmińsko-mazurskim ........ 291

21. **Sylwia Kiercul**
Materiały do bioty porostów Podlasia. I. Wieś Krynickie, gmina Zabłudów (Polska Północno-Wschodnia) ........ 307

22. **Alina Stankiewicz**
Różnorodność biologiczna w edukacji szkolnej ........ 319

# Wstęp

Prezentowana Państwu monografia jest kolejną pozycją wydawniczą cyklu* poświęconego osiągnięciom z zakresu najnowszych badań bioróżnorodności, prowadzonych na różnych poziomach organizacji życia roślin, grzybów i porostów – od komórki do ekosystemu. Hasłem przewodnim tegorocznej edycji jest różnorodność biologiczna roślin naczyniowych, grzybów i porostów w zmieniających się warunkach środowiska, pod wpływem abiotycznych i biotycznych czynników stresowych. Poszczególne rozdziały monografii prezentują szeroki zakres zagadnień naukowych związanych z ekofizjologią, biochemią, biologią rozwoju roślin, ekologią populacji, fitosocjologią, florystyką i systematyką. Autorami rozdziałów są pracownicy kilku uczelni, uznani badacze naukowi, w większości członkowie Polskiego Towarzystwa Botanicznego.

W monografii omówione zostały szczegółowo, w świetle najnowszych badań, m.in.: dostosowania roślin o typie fotosyntezy C4 do zmiennych warunków środowiska, z podkreśleniem znaczenia różnorodności tych roślin, rola czynników środowiskowych i wewnętrznych wpływających na spoczynek i kiełkowanie nasion, funkcje biologiczne fitohormonów (brassinosteroidów), regulacyjna rola tlenku azotu w morfogenezie, znaczenie askorbinianu w zapobieganiu skutkom stresu oksydacyjnego, reakcje obronne roślin w odpowiedzi na niedobór makroelementów czy zanieczyszczenie środowiska metalami ciężkimi. Przedstawiono również analizę zmienności cech demograficznych wybranych populacji roślin oraz aspekty ochrony rzadkich taksonów i cennych typów siedlisk przyrodniczych z uwzględnieniem ich roli dla funkcjonowania obszarów sieci Natura 2000. Kolejne rozdziały poświęcone są badaniom cennych przyrodniczo siedlisk i stanowisk chronionych gatunków roślin w strefie śródmiejskiej Białegostoku (m. in. z wykorzystaniem metod fitoindykacji wspomaganych technikami GIS) oraz w regionie północno-wschodniej Polski. Dodatkowo omówione zostało zjawisko inwazji gatunków roślin obcego pochodzenia, trwale zmieniających strukturę wyjątkowych przyrodniczo ekosystemów Doliny Biebrzy.

Została również zasygnalizowana problematyka paleoekologiczna dotycząca wpływu osadnictwa człowieka na szatę roślinną oraz wykorzystania danych paleoekologicznych do prognozowania trendów zmian klimatycznych w perspektywie najbliższych stu- i tysiącleci. Następne rozdziały przedstawiają stopień różnorodności zbiorowisk grzybów wodnych i glebowych (odwodnionych torfowisk) oraz analizy ekologiczno-florystyczne porostów na obszarach o zróżnicowanej antropopresji i na terenach naturalnych.

Życząc Państwu miłej lektury mamy nadzieję, że monografia przyczyni się do dyskusji, kontynuacji interdyscyplinarnych badań oraz określenia kierunków dalszych działań powstrzymujących straty w bioróżnorodności w regionie północno-wschodnim oraz w kraju.

***Iwona Ciereszko i Andrzej Bajguz***

* Pierwsza monografia ukazała się drukiem w 2012 roku, pod redakcją Grażyny Łaskiej, „Biological diversity – from cell to ecosystem" (Polskie Towarzystwo Botaniczne, Oddział w Białymstoku)

# 1 Środowiskowe i metaboliczne uwarunkowania fotosyntezy typu C4

Elżbieta **Romanowska** / Wioleta **Wasilewska** / Ilona **Bacławska**
Alicja **Buczyńska** / Maksymilian **Zienkiewicz**

Uniwersytet Warszawski
Wydział Biologii, Instytut Botaniki
Zakład Molekularnej Fizjologii Roślin

ul. Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa
e-mail: romanela@biol.uw.edu.pl

## Streszczenie

Rośliny C4 występują w strefie tropikalnej, subtropikalnej oraz strefach o podwyższonej temperaturze. Uważa się, że szlak C4, który powstał jako odpowiedź na obniżenie stężenia $CO_2$ w atmosferze, jest serią zmian anatomicznych i biochemicznych zwiększających stężenie $CO_2$ oraz eliminujących fotooddychanie. Jest przystosowaniem do wysokich natężeń światła, podwyższonej temperatury i suszy. U roślin C4 występują zwykle dwa typy komórek otaczających wiązkę przewodzącą i uczestniczących w fotosyntezie: komórki mezofilu i komórki pochew okołowiązkowych. Jedynie w chloroplastach komórek pochew okołowiązkowych występuje Rubisco i zachodzi cykl Calvina. Natomiast pierwotne wiązanie $CO_2$ odbywa się w komórkach mezofilu, gdzie w chloroplastach zachodzą tylko reakcje świetlne fotosyntezy. Prowadzi to do zmian w zawartości metabolitów i potencjału redoks w komórkach. Rośliny C4 zostały podzielone na trzy podtypy ze względu na mechanizm dekarboksylacji czterowęglowych kwasów. Przestrzenne rozdzielenie procesów asymilacji i redukcji $CO_2$ pociąga za sobą szereg przystosowań w anatomii i ultrastrukturze liścia, wiąże się również z inną ekspresją genów w tych komórkach. Zwiększenie stężenia $CO_2$ w komórkach pochwy okołowiązkowej wyeliminowało praktycznie proces fotooddychania. Warunkuje to szybszy wzrost roślin i większe przyrosty biomasy. Wykorzystanie istniejących szlaków metabolicznych wymagało zmian właściwości kinetycznych enzymów i ich regulacji oraz wytworzenia specyficzności tkankowej. Produktywność wielu gatunków roślin C4 jest limitowana w obniżonych temperaturach. Większość roślin C4 jest lepiej zaadaptowana do suszy niż przedstawiciele roślin C3. U podtypów C4, wytworzyły się odmienne strategie zapewniające przystosowanie do środowiska. Zrozumienie mechanizmów różnicowania i rozdziału funkcji pomiędzy komórki mezofilowe i pochew okołowiązkowych jest kluczowe w wykorzystaniu potencjału fotosyntetycznego tych roślin w warunkach zmieniającego się klimatu.

**Słowa kluczowe**: fotosynteza C4, podtypy metaboliczne, środowiskowe uwarunkowania

## 1.1. Wstęp

Rośliny lądowe można podzielić na trzy podstawowe typy ze względu na sposób wiązania dwutlenku węgla w fotosyntezie: C3, C4, CAM oraz rośliny przejściowe C3-C4. Fotosynteza C4 jest najbardziej wydajnym procesem wiązania $CO_2$ i od czasu jej odkrycia w latach 60, badacze starają się wykorzystać tę drogę u roślin C3, u których proces ten jest mniej efektywny ze względu na właściwości kluczowego enzymu wiążącego $CO_2$ u wszystkich organizmów fotosyntetycznych, tj. Rubisco (karboksylaza/oksygenaza 1,5-bisfosforybulozy, *EC* 4.1.1.39). Powstanie fotosyntezy 3,5 miliarda lat temu w warunkach beztlenowych w atmosferze i przy wysokim stężeniu $CO_2$, nie ograniczało asymilacji $CO_2$. Pojawienie się następnie (ok. 2,6 miliarda lat temu) fotosyntezy oksygenicznej i fotooddychania, procesu związanego z podwójną funkcją Rubisco, spowodowało utratę części związanego $CO_2$ (ok. 25%) i obniżenie natężenia fotosyntezy. Główną zaletą fotosyntezy typu C4 jest możliwość koncentracji $CO_2$ w miejscu działania Rubisco i wyeliminowanie lub ograniczenie oksygenazowej aktywności enzymu i procesu fotooddychania (Hatch 1987). Fotoodychanie zmniejsza nie tylko ilość związanego $CO_2$, ale również wydajność kwantową fotosyntezy ze względu na zwiększone zapotrzebowanie energetyczne.

## 1.2. Przystosowania roślin C4

Rośliny typu C4 po raz pierwszy pojawiły się ok. 30 mln lat temu i ich ewolucja zachodziła niezależnie ponad 60. razy, zarówno w rodzinach roślin jednoliściennych, jak i dwuliściennych. Ewolucja roślin C4 jest znakomitym przykładem przystosowań zachodzących w odpowiedzi na zmiany środowiska (Sage 2004). Rośliny C4 występują głównie w strefie tropikalnej, subtropikalnej oraz innych strefach o podwyższonej temperaturze. Występują w regionach gorących, suchych i/lub słonych, dlatego też przyjmuje się, że szlak C4 wykształcił się jako odpowiedź na znaczne obniżenie stężenia $CO_2$ w atmosferze (do poziomu niższego niż występujący obecnie). Gatunki roślin pochodzące z klimatu gorącego wykazują wyższe optimum temperaturowe aktywacji Rubisco niż rośliny pochodzące ze środowisk chłodnych. Badania wskazują, że wynika to ze zwiększenia zawartości aktywazy Rubisco w stosunku do ilości Rubisco, a nie ze specyficznych właściwości enzymu u tych roślin (Yamori i in. 2012). Temperatura powyżej 30°C powoduje znaczne obniżenie aktywności aktywazy. Uważa się zatem, że globalne ocieplenie o 2-5°C może spowodować drastyczne zmiany w aktywności fotosyntetycznej roślin i ich

statusie wodnym. Poprawa właściwości termotolerancyjnych roślin gorącego klimatu wymaga inżynierii aktywazy Rubisco i odgrywa główną rolę w „poprawie fotosyntezy" zbóż. Strategie biotechnologiczne, zmierzające do polepszenia właściwości Rubisco, dotyczą zarówno badań nad poprawą właściwości katalitycznych enzymu, zwiększeniem tolerancji termicznej aktywazy Rubisco, jak i zwiększenia stężenia $CO_2$ w miejscu działania Rubisco oraz modulowania zawartości fosforanów cukrów hamujących aktywność enzymu (Parry i in. 2013). Z drugiej strony, ważne jest zwiększenie odporności roślin C4 na chłód. Mechanizm kondensacji $CO_2$, właściwości enzymów fotosyntetycznych, konfiguracja wewnątrz- i międzykomórkowych transporterów, modyfikacje anatomii liścia, pozwalają roślinom C4 osiągnąć wyższą wydajność fotosyntetyczną, niż obserwowaną u roślin C3 (Drożak i in. 2012). W tym zakresie lepsze zrozumienie fotosyntezy C4 otworzy nowe drogi do uzyskania roślin wysokowydajnych energetycznie o optymalnym zapotrzebowaniu na wodę i azot.

## **1.3.** Woda i azot u roślin C4

Fotosynteza C4 umożliwia szybką akumulację biomasy i wysoką wydajność w wykorzystaniu wody i azotu (Sage 2004). Rośliny C4, dzięki wydajniejszemu wykorzystywaniu wody (WUE) niż rośliny C3, wykazują większą „plastyczność" w transporcie, wytwarzają większą biomasę części nadziemnej w środowisku wilgotnym, natomiast w środowisku suchym obserwuje się wzrost masy korzeni (Sage, Zhu 2011).

Rośliny C4 charakteryzują się również mniejszym zapotrzebowaniem na azot niż rośliny C3, wyższą niż u C3 wydajnością wykorzystania azotu (NUE) wyrażaną w produkcji biomasy. Wynika to też stąd, że u roślin C4 jest znacznie mniej Rubisco (24% u C3 i 8% u C4 w przeliczeniu na N), a występowanie mechanizmu kondensacji $CO_2$ (CCM) umożliwia fotosyntezę przy niższym międzykomórkowym stężeniu $CO_2$. Natomiast przymykanie aparatów szparkowych warunkuje lepsze wykorzystanie wody i jest czynnikiem ograniczającym działanie szkodliwych gazów, takich jak $O_3$ czy $SO_2$. Wykazano, że u roślin C4 wzrost stężenia $CO_2$ nie ma wpływu na NUE, natomiast zwiększa wartość WUE. Rośliny C4 wykazują również o ok. 50% lepsze wykorzystanie światła niż rośliny C3.

Stwierdzono, że w tych samych warunkach wzrostu, produktywność roślin C3 wynosi ok. 44 t $ha^{-1}$ $rok^{-1}$, podczas gdy u roślin C4 waha się od 50 do 80. Rekordową produktywność, ponad 100 t $ha^{-1}$ $rok^{-1}$, obserwowano dla *Echinochloa polystachya* (Byrt i in. 2011).

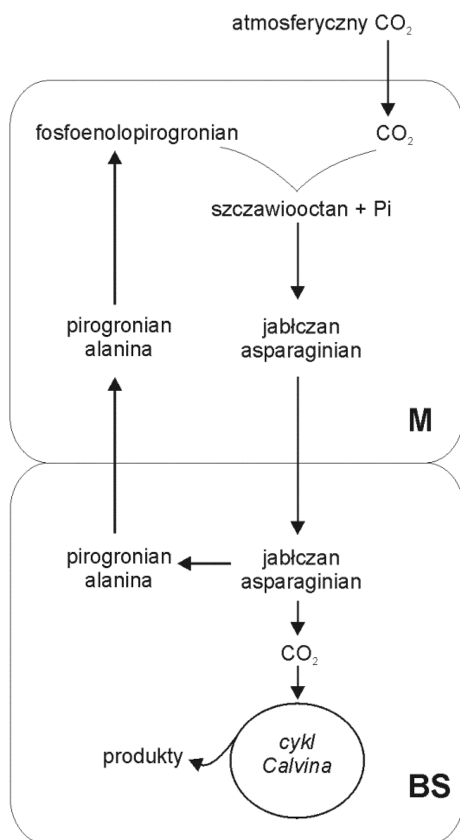
## 1.4. Metabolizm C4

U roślin C4 zwykle występują dwa typy komórek uczestniczących w asymilacji $CO_2$ – komórki mezofilu (M) i komórki pochew okołowiązkowych (BS), otaczające radialnie wiązkę przewodzącą (typ budowy Kranz). Komórki te są zróżnicowane morfologicznie, fizjologicznie i biochemicznie. Jedynie w chloroplastach komórek pochew okołowiązkowych zachodzi cykl Calvina-Bensona i występuje Rubisco. U roślin C4 atmosferyczny $CO_2$ jest początkowo wiązany w komórkach mezofilu przez karboksylazę fosfoenolopirogronianową (PEPC) do kwasów czterowęglowych. Następnie kwasy transportowane są do komórek otaczających wiązkę przewodzącą i tu są dekarboksylowane, zwiększając kilkanaście do kilkudziesięciu razy stężenie $CO_2$ w stosunku do stężenia w mezofilu. Uwolniony $CO_2$ jest wiązany przez Rubisco i ten system jest unikalny dla komórek BS (Ryc. 1.1). Rośliny C4 podzielono na trzy podtypy, ze względu na miejsce i sposób dekarboksylacji kwasu czterowęglowego (enzym przeprowadzający dekarboksylację) w komórkach pochew okołowiązkowych: NADP-ME (enzym jabłczanowy zależny od NADP), NAD-ME (enzym jabłczanowy zależny od NAD) i PEP-CK (karboksykinaza fosfenolopirogronianu) (Ryc. 1.2). Występowanie trzech podtypów roślin C4 nie jest jasne.

Uważa się, że ewolucyjnie miało to duże znaczenie, gdyż umożliwiło optymalizację C4 fotosyntezy. Podtypy NADP-ME i NAD-ME mają różne specyficzne komórkowo zapotrzebowanie na ATP. Wymagany stosunek ATP/NADPH u podtypu NAD-ME jest wyższy w komórkach M niż w BS, odwrotnie jest u podtypu NADP-ME (Takabayashi i in. 2005). Sugeruje to, że aktywność cyklicznego transportu elektronów (CET) jest wyższa w M u roślin NAD-ME niż u podtypu NADP-ME w BS. Wydajność kwantowa fotosyntezy (ilość kwantów/1 cz. związanego $CO_2$, QR) jest również zmienna u trzech podtypów.

Zapotrzebowanie energetyczne fotosyntezy C4 wynosi 5 cz. ATP i 2 cz. NADPH na 1 cz. $CO_2$. Wytworzenie 2 cz. NADPH wymaga 8. kwantów, natomiast ilość energii potrzebna do produkcji ATP jest zmienna i zależna od transportu protonów. Według von Caemmerer i Furbank (1999), u podtypu PEP-CK, QR wynosi 14, u podtypu NAD-ME jest $\geq$18, natomiast u podtypu NADP-ME zapotrzebowanie kwantowe jest największe i QR może wynosić nawet 22.

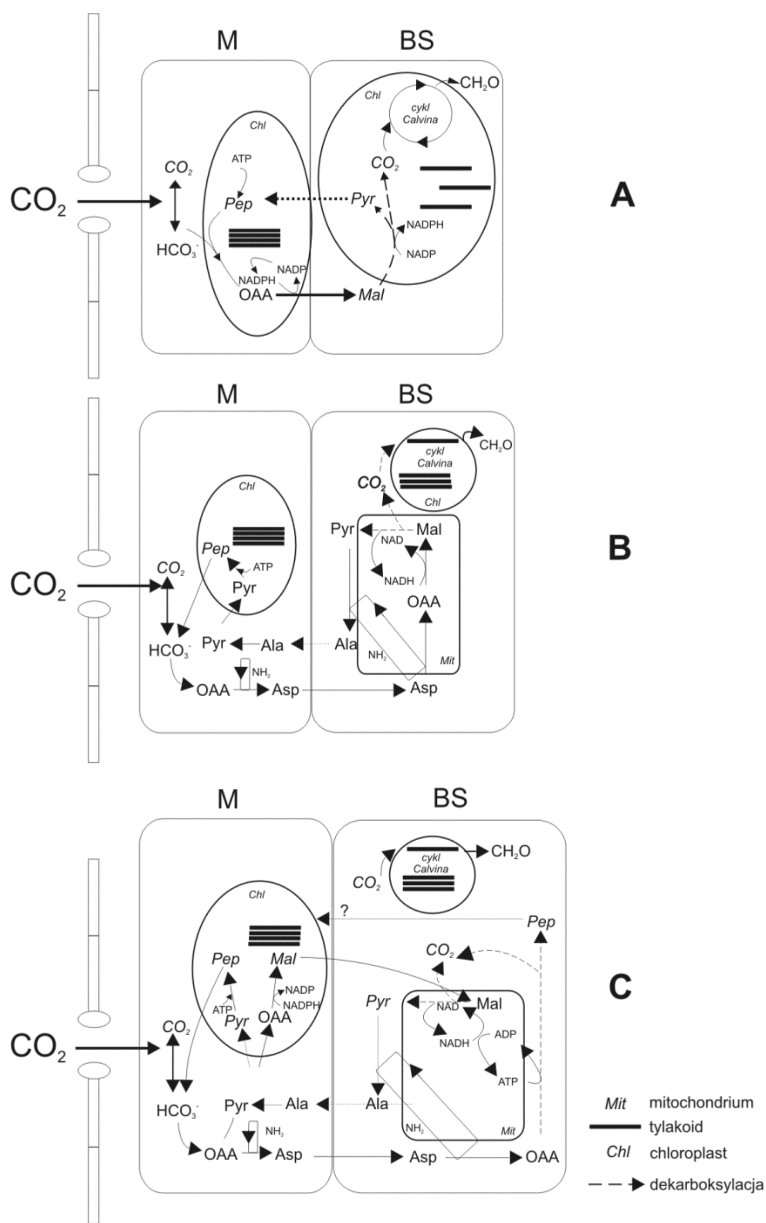
Brakuje jednak jednoznacznych dowodów odnośnie do mechanizmów warunkujących różnice w wydajności kwantowej u podtypów C4, co świadczy o tym, że takie czynniki, jak np. pochłanianie światła, produkcja ATP, organizacja organelli, różnice morfologiczne (dwuliścienne czy jednoliścienne) mogą mieć istotny wpływ na wydajność kwantową. Nie wykazano wpływu temperatury i światła na wartość QR u roślin C4.




**Ryc. 1.1.** Sekwencja przepływu węgla w fotosyntezie C4 i główne metabolity cyklu C4

Objaśnienia: M – komórka mezofilu, BS – komórka otaczająca wiązkę przewodzącą

Badania potwierdziły, że CET w BS jest o 25% bardziej wydajny niż w M u podtypu NADP-ME. Wynik ten jest zgodny z różną aktywnością PSI i PSII w obu typach komórek (Romanowska, Drożak 2006). Ponadto podtyp NAD-ME i PEP-CK wykazują znaczącą aktywność PSII w BS, podczas gdy NADP-ME niską. Ekspresja genów kompleksów fotosyntetycznych w BS i M związana jest z optymalizacją wykorzystania światła (Gomes de Oliveira Dal` Molin i in. 2010). Badania ostatnich lat wykazały, że podział roślin C4 na trzy podtypy (Ryc. 1.2) nie jest ostro determinowany genetycznie, ale jest płynny i w dużym stopniu kontrolowany rozwojowo oraz poprzez zmiany środowiska. Uważa się, że lokalizacja dekarboksylaz oraz rozmieszczenie chloroplastów i mitochondriów w BS ma znaczący wpływ na mechanizm kondensacji $CO_2$ (von Caemmerer, Furbank 2003).

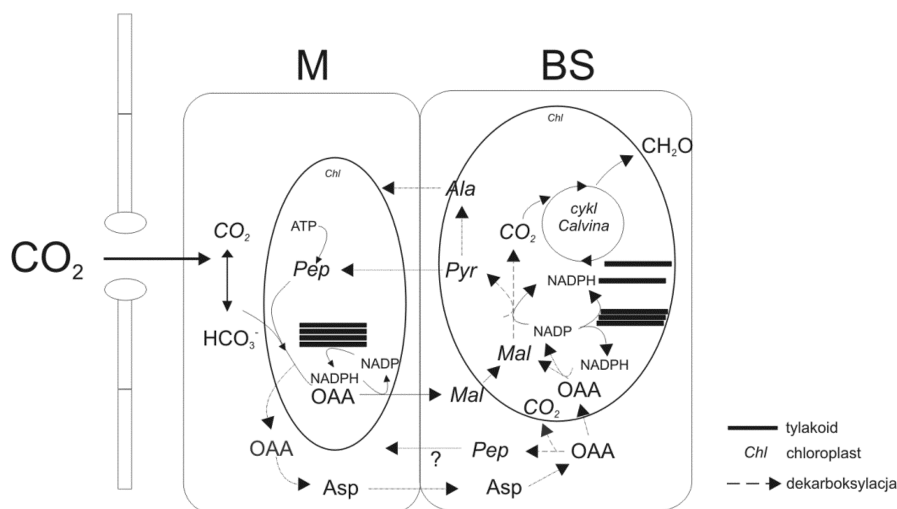



**Ryc. 1.2.** Transport metabolitów w fazie ciemnej fotosyntezy u podtypu metabolicznego (A) NADP-ME, (B) NAD-ME, (C) PEP-CK roślin C4

Objaśnienia: Ala – alanina, Asp – asparaginian, OAA – szczawiooctan, Mal – jabłczan, Pep – fosfoenolopirogronian, Pyr – pirogronian

Źródło: opracowanie własne na podstawie: Furbank R. T. 2011. Evolution of the C4 photosynthetic mechanism: are there really three C4 acid decarboxylation types? J. Exp. Bot., 62 (9): 3103-3108.

U podtypu NADP-ME dekarboksylacja zachodzi w chloroplastach, gdzie $CO_2$ jest wiązany przez Rubisco, stąd ten podtyp charakteryzuje się najmniejszymi stratami $CO_2$. O płynności metabolicznej podtypów C4 świadczy też fakt, że w M kukurydzy reprezentującej podtyp NADP-ME, obserwowano znaczną produkcję asparaginianu i jego dekarboksylację w BS (Chapman, Hatch 1981) (Ryc. 1.3). Stosunek transportowanego asparaginianu do jabłczanu znacznie się zmieniał, zależnie od sezonu, natężenia światła i innych czynników środowiskowych (Kanai, Edwards 1999). Stwierdzono również obecność PEP-CK w BS kukurydzy, co może jednoznacznie wskazywać na udział tego enzymu w procesie dekarboksylacji również u podtypu NADP-ME (Furumoto 2000). W tych warunkach, ATP produkowany w BS, może być zużywany do syntezy fosfoenolopirogronianu (PEP) z pirogronianu, co w konsekwencji może powodować zmniejszone zużycie ATP w mezofilu. Zatem funkcjonowanie drogi PEP-CK u tego podtypu świadczy o tym, że czynniki środowiskowe zmieniają status energetyczny i metaboliczny dwóch kompartmentów.




**Ryc. 1.3.** Zmiany metaboliczne u podtypu NADP-ME. Dodatkowa produkcja asparaginianu w mezofilu

Objaśnienia: jak dla Ryc. 1.2.

Źródło: opracowanie własne na podstawie: Furbank R. T. 2011. Evolution of the C4 photosynthetic mechanism: are there really three C4 acid decarboxylation types? J. Exp. Bot., 62 (9): 3103-3108.

U podtypu NADP-ME głównym produktem fazy jasnej fotosyntezy w chloroplastach BS jest ATP. NADPH, potrzebny do redukcji 3-fosfoglicerynianu (3-PGA) w cyklu Calvina-Bensona, pochodzi z reakcji dekarboksylacji jabłczanu, przepro-

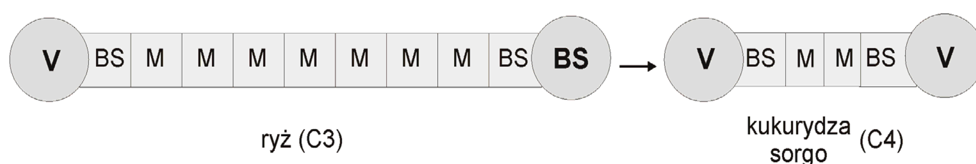
wadzanej przez enzym jabłczanowy zależny od $NADP^+$. Połowa powstającego 3-PGA w BS jest transportowana do chloroplastów mezofilowych, gdzie zachodzi redukcja do aldehydu 3-fosfoglicerynowego (G3P), który następnie może być transportowany do chloroplastów BS i włączany na dalszym etapie do cyklu Calvina-Bensona (Hatch 1987). Chloroplasty z dwóch typów komórek zawierają różną ilość fotosystemów w błonach tylakoidowych. Dominującym fotoukładem w chloroplastach BS jest fotoukład I (PSI). Początkowo uważano, że chloroplasty te nie posiadają fotoukładu II (PSII) (Schuster i in. 1985) lub że jest on obecny w minimalnej ilości (Bassi i in. 1995). Wykazano jednak, że PSII w bezgranowych chloroplastach z komórek pochew okołowiązkowych kukurydzy posiada wszystkie podjednostki kompleksu utleniającego wodę (Romanowska i in. 2006), zawiera białka kompleksów antenowych LHCII (Vainstein i in. 1989), występuje w formie dimeru, a nawet może tworzyć superkompleksy i swoją strukturą nie przypomina PSII zlokalizowanego w lamellach stromy roślin C3 (Romanowska i in. 2008a).

Postuluje się, że zawartość PSII w BS może być proporcjonalna do ilości asparaginianu transportowanego do tych komórek z mezofilu (Meisner i in. 1996). Jeśli asparaginian jest transportowany do BS, a następnie powstający szczawiooctan jest redukowany do jabłczanu, który jest dekarboksylowany, zmienia się znacznie stosunek ATP/NADPH w obu typach komórek. Zatem transport 3-fosfoglicerynianu i fosforanów trioz pomiędzy komórkami ulega zasadniczej zmianie. Może to w konsekwencji zmieniać zawartość PSI i PSII oraz udział niecyklicznego i cyklicznego transportu elektronów. Chociaż środowiskowa regulacja zawartości PSII w komórkach BS nie jest dobrze poznana, stwierdzono zmiany w zawartości tego fotoukładu w warunkach zmiennego natężenia światła (Pengelly i in. 2010) oraz podczas stresu solnego (Omoto i in. 2009).

## **1.5.** Budowa i funkcja liścia a czynniki środowiskowe

Prawie wszystkie rośliny C4 działają według tego samego schematu, w którym $CO_2$, poprzez czterowęglowe kwasy organiczne, jest transportowany do komórek otaczających wiązkę przewodzącą (BS), w których znajduje się Rubisco i zachodzi dekarboksylacja kwasów organicznych. U roślin C4 redukcji ulega stosunek komórek M do BS w porównaniu z roślinami C3; dyfuzja kwasów jest bardzo szybka, a komórki BS są oddzielone od siebie jedną bądź dwoma komórkami M tak, że stosunek M do BS wynosi 1. U roślin C3 stosunek komórek mezofilowych do BS wynosi zwykle 9 (Kajala i in. 2011; Leegood 2013) (Ryc. 1.4).

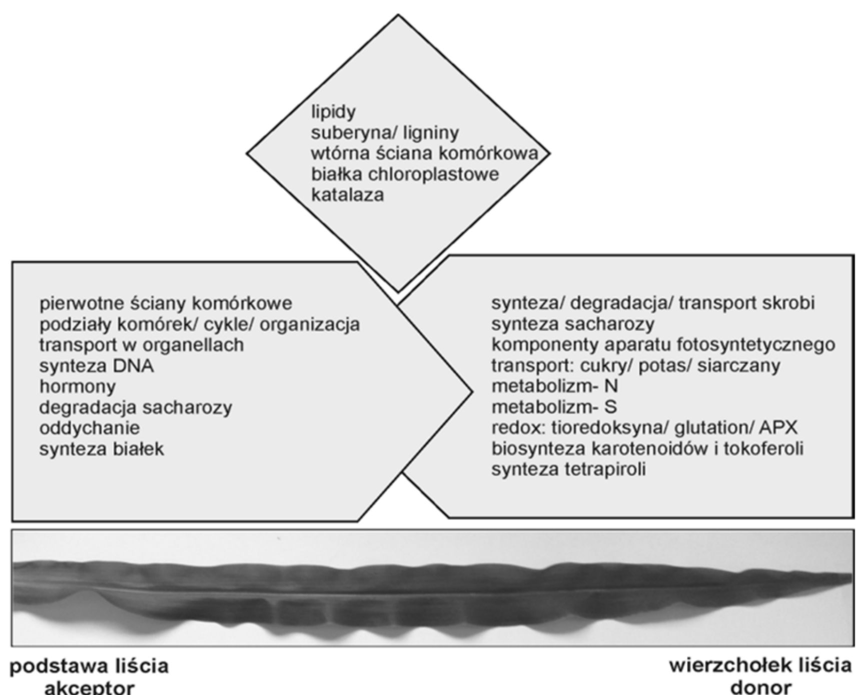
W badaniach mających na celu uzyskanie ulepszonych mutantów ryżu, poszukuje się genów odpowiedzialnych za regulację liczby komórek M oddzielających wiązki przewodzące (Kajala i in. 2011). Uważa się, że system waskularny, bardzo dobrze rozwinięty u roślin C4, odgrywa dominującą rolę w różnicowaniu komórek i ekspresji genów, co może świadczyć o tym, że zwiększenie ilości wiązek przewodzących pojawiło się w procesie ewolucji przed zmianami biochemicznymi (Langdale, Nelson 1991).




**Ryc. 1.4.** Schemat rozmieszczenia komórek mezofilowych (M) i pochew okołowiązkowych (BS) pomiędzy wiązkami przewodzącymi (V) w liściu ryżu (C3) i kukurydzy oraz sorga (C4)

Źródło: opracowanie własne na podstawie: Kajala K., Covshoff S., Karki S., Woodfield H., Tolley B. J., Dionora M. J. A., Mogul R. T., Mabilangan A. E., Danila F. R., Hibberd J. M., Quick W. P. 2011. Strategies for engineering a two-celled C4 photosynthetic pathway into rice. J. Exp. Bot., 62 (9): 3001-3010.

W badaniach transkryptomu liścia kukurydzy od jego nasady do wierzchołka stwierdzono, że wykazuje on ogromne zmiany rozwojowe. Około 80% genomu liścia ulega ekspresji w tym samym czasie podczas rozwoju liścia, 64% ulega zmianom dynamicznym od podstawy liścia do wierzchołka (Li i in. 2010) (Ryc. 1.5). Spośród ok. 15000 genów ulegających ekspresji w komórkach M i BS, ok. 1000 genów ulega ekspresji tylko w jednym typie komórek. Czynniki transkrypcyjne, odpowiedzialne za rozwój anatomii C4, pojawiają się tylko we wczesnych stadiach rozwoju liścia, nie występują w liściach dojrzałych. Zatem modyfikacja ekspresji genów ma ogromny wpływ na rozwój liścia. Porównanie ekspresji genów w liściu kukurydzy i ryżu w tych samych stadiach rozwojowych, może dostarczyć informacji o tym, które geny podlegają specyficznej regulacji tylko dla danego typu fotosyntezy. Do chwili obecnej nie są znane geny kontrolujące anatomię liścia roślin C4.




**Ryc. 1.5.** Sekwencja powstawania głównych procesów metabolicznych i fizjologicznych podczas rozwoju liścia kukurydzy

Źródło: opracowanie własne na podstawie: Li P., Ponnala L., Gandotra N. 2010. The developmental dynamics of the maize leaf transcriptome. Nature Genet., 42: 1060-1067.

U roślin C4 synteza skrobi zachodzi głównie w BS, chociaż może zachodzić również w komórkach mezofilu i jest to proces zależny gatunkowo (Spilatro, Preis 1987). Ponieważ u kukurydzy skrobia w warunkach normalnych powstaje tylko w BS, sugeruje się, że jest to proces mniej kosztowny energetycznie (wymaga mniej światła), skrobia jest wcześniej syntetyzowana i magazynowana niż w komórkach M. Jeśli rośliny rosną w świetle ciągłym, skrobia akumulowana jest też w M. Może to świadczyć o tym, że dostępność produktów fotosyntezy jest czynnikiem ograniczającym ten proces (Downton, Hawker 1973).

Rozmieszczenie organelli w komórkach roślin C4 jest bardzo ważne dla efektywnej fotosyntezy, szczególnie w komórkach BS. Nie jest jednak znane, w jaki sposób odbywa się kontrola ruchu organelli. Maai i in. (2011) wykazali, że położenie chloroplastów w komórkach mezofilu u roślin C4 jest zmienne, natomiast w komórkach otaczających wiązkę przewodzącą – stałe; natężenie i jakość światła, jak również kwas abscysynowy regulują ich położenie w komórkach mezofilu. Stwierdzono, także że warunki stresowe indukują zmiany w położeniu chloroplastów.

U kukurydzy poddanej działaniu suszy, chloroplasty komórek mezofilowych lokalizowały się wzdłuż ścian komórkowych, natomiast w komórkach pochew okołowiązkowych traciły swą odśrodkową pozycję. Obserwowano, że w liściach eksponowanych na wysokie natężenia światła, chloroplasty mezofilu skupiały się, podczas gdy chloroplasty komórek pochew okołowiązkowych nie zmieniały położenia. Zmiany rozmieszczenia chloroplastów mezofilowych miały również miejsce w warunkach zasolenia oraz suszy. Sugeruje to, że położenie chloroplastów w obu typach komórek podlega odmiennej kontroli, a skupianie się chloroplastów w komórkach mezofilowych może być mechanizmem adaptacyjnym do warunków stresowych (Yamada i in. 2009).

Światło jest głównym czynnikiem odpowiedzialnym za budowę anatomiczną liścia. Natężenie światła warunkuje zawartość kompleksów w tylakoidach, jak też reguluje wielkość oraz skład kompleksów antenowych (Anderson i in. 1988). Badania ostatnich lat wykazały, że rośliny C4 prezentują różne strategie pozwalające na jak najlepsze wykorzystanie światła. Dla kukurydzy (podtyp NADP-ME) związane jest to ze zmianami wielkości anten LHCII bez wpływu na ultrastrukturę chloroplastów, natomiast u podtypu NAD-ME i PEP-CK ze zmianami ilości i wielkości gran bez zmian w obrębie białek antenowych (Romanowska i in. 2008b). Zwiększanie ilości gran wpływa na efektywność wychwytywania światła, gdyż przekazywanie energii wzbudzenia może zachodzić także pomiędzy kompleksami sąsiadujących ze sobą ścieśnionych błon. Może to tłumaczyć zmiany w strukturze chloroplastów roślin C4 w celu maksymalnego wykorzystania światła. Chociaż rośliny C4 dostosowały się do wzrostu w warunkach silnego oświetlenia i wysokiej temperatury, to stwierdzono, że podobnie jak u roślin C3, ich aparat fotosyntetyczny również ulega fotoinhibicji (Pokorska i in. 2009). Rośliny C4 należące do trzech podtypów metabolicznych, wytworzyły odmienne strategie zapewniające przystosowanie do różnych warunków świetlnych w środowisku. Reakcje świetlne fotosyntezy, przebiegające w zróżnicowanych strukturalnie i funkcjonalnie chloroplastach komórek mezofilowych i pochew okołowiązkowych roślin C4, umożliwiają lepsze przystosowanie się do wysokich natężeń światła podczas wzrostu z jednoczesnym obniżeniem strat energii niewykorzystywanej w fotosyntezie. Sprawia to też, że rośliny C4, rosnące przy niskich natężeniach światła, wykazują szybką aklimatyzację w warunkach wysokiego natężenia światła.

Zmieniające się warunki środowiska były głównym motorem w procesie ewolucji prowadzącej do wytworzenia różnych podtypów fotosyntezy C4. Poznanie mechanizmów fotosyntezy C4 jest wyzwaniem dla inżynierii genetycznej w celu projektowania roślin „*C4-like*" o zwiększonej wydajności fotosyntetycznej w różnych strefach klimatycznych.

Podjęte próby inżynierii metabolizmu C4 poprzez zmiany ekspresji C4 enzymów u gatunków C3 takich jak ryż (Ku i in. 2001; Agarie i in., 2002; Suzuki i in. 2006), nie przyniosły dotychczas oczekiwanego wzrostu wydajności fotosyntezy. Zsekwencjonowanie genomu kukurydzy i sorgo (Paterson i in. 2009, Schnable i in. 2009) otworzyło nowe możliwości badawcze i pozwoliło na porównanie dróg ewolucji kluczowych enzymów fotosyntetycznych. Zastosowanie badań genetycznych, proteomicznych, bioinfomatycznych czy metabolicznych w inżynierii C4 przyczyni się w przyszłości do wzrostu produkcji w dobie większego zapotrzebowania na żywność. W roku 2008 powstał Międzynarodowy Instytut Badawczy Ryżu prowadzący powyższe badania. Uważa się, że badania te zaowocują zwiększoną, nawet o 50%, produkcją ryżu (http://C4rice.irri.org).

## Podziękowania

Praca częściowo finansowana z projektu nr NCN-2012/07/B/NZ3/02917.

## Literatura

Agarie S., Miura A., Sumikura R., Tsukamoto S., Nose A., Arima S., Matsuoka M., Miyao-Tokutomi M. 2002. Overexpression of C4 PEPC caused $O_2$-insensitive photosynthesis in transgenic rice plants. Plant Sci., 162: 257-265.

Anderson J. M., Chow W. S., Goodchild D. J. 1988. Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. Aust. J. Plant Physiol., 15: 11-26.

Bassi R., Marquardt J., Lavergne J. 1995. Biochemical and functional properties of photosystem II in agranal membranes from maize mesophyll and bundle sheath chloroplasts. Eur. J. Biochem., 233: 709-719.

Byrt C. S., Grof C. P. L., Furbank R. T. 2011. C4 plant as biofuel ferrdstocks:optimising biomass production and feedstock quality from a lignocellulosic perspective. Plant Biol., 53: 120-135.

Chapman K. S. R., Hatch M. D. 1981. Aspartate decarboxylation in bundle sheath cells of *Zea mays* and its possible contribution to C4 photosynthesis. Aust. J. Plant Physiol., 8: 237-248.

Downton W. J. S., Hawker J. S. 1973. Enzymes of starch and sucrose metabolism in *Zea mays* leaves. Phytochem., 12: 1551-1556.

Drożak A., Wasilewska W., Buczyńska A., Romanowska E. 2012. Fotosynteza typu C4. Postępy Biochemii, 58: 44-53.

Furbank R. T. 2011. Evolution of the C4 photosynthetic mechanism: are there really three C4 acid decarboxylation types? J. Exp. Bot., 62: 3103-3108.

Furumoto T., Hata S., Izui K. 2000. Isolation and characterization of cDNAs for differentially accumulated transcripts between mesophyll cells and bundle sheath strands of maize leaves. Plant Cell Physiol., 41: 1200-1209.

Gomes de Oliveira Dal` Molin C., Quek L. E., Palfreyman R. W., Brumbley S. M., Nielsen L. K., 2011. C4GEM, a Genome-Scale metabolic model to study $C_4$ plant metabolism. Plant Physiol. 154: 1871-1885.

Hatch M. D.1987. C4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. Biochim. Biophys. Acta, 895: 81-106.

Kajala K., Covshoff S., Karki S., Woodfield H., Tolley B. J., Dionora M. J. A., Mogul R. T., Mabilangan A. E., Danila F. R., Hibberd J. M., Quick W. P. 2011. Strategies for engineering a two-celled C4 photosynthetic pathway into rice. J. Exp. Bot., 62: 3001-3010.

Kanai R., Edwards G. E. 1999. The biochemistry of C4 photosynthesis. [W:] Sage R. F., Monson R. K. (red.), C4 plant biology. Academic Press, UK, 49-87.

Ku M. S. B., Cho D. H., Li X., Jiao D. M., Pinto M., Miyao M., Matsuoka M. 2001. Introduction of genes encoding C4 photosynthesis enzymes into rice plants: physiological consequences. Rice Biotechnol., 236: 100-116.

Langdale J. A., Nelson T. 1991. Spatial regulation of photosynthetic development in C4 plants. Trends in Genet., 7: 191-196.

Leegood R. C. 2013. Strategies for engineering C4 photosynthesis. J. Pharmacol. Pharmacother., 170: 378-388.

Li P., Ponnala L., Gandotra N. 2010. The developmental dynamics of the maize leaf transcriptome. Nature Genet., 42: 1060-1067.

Maai E., Schimada S., Yamada M., Sugijama T., Miyake H. 2011. The avoidance and aggregative movements of mesophyll chloroplasts in C4 monocots in response to blue light and abscisic acid. J. Exp. Bot., 62: 3213-3221.

Meister M., Agostino A., Hatch M. D. 1996. The roles of malate and aspartate in C4 photosynthetic metabolism of *Flaveria bidentis* (L.). Planta., 199: 262-269.

Omoto E., Kawasaki M., Taniguchi M., Miyake H. 2009. Salinity induces granal development in bundle sheath chloroplasts of NADP malic enzyme type C4 plants. Plant Prod. Sci., 12: 199-207.

Parry M. A. J., Andralojc P. J., Scales J. C., Salvucci M. E., Carmo-Silva A. E., Alonso H., Whitney S. M. 2013. Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement. J. Exp. Bot., 64: 717-730.

Paterson A. H., Bowers J. E., Bruggmann R., Dubchak I., Grimwood J., Gundlach H., Haberer G., Hellsten U., Mitros T., Poliakov A. i in. 2009. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. Nature, 457: 551-556.

Pengelly J. L., Sirault X. R. R., Tazoe Y., Evans J. R., Furbank R. T., von Caemmerer S. 2010. Growth of the C4 dicot *Flaveria bidentis*: photosynthetic acclimation to low light through shifts in leaf anatomy and biochemistry. J. Exp. Bot., 61: 4109-4122.

Pokorska B., Zienkiewicz M., Powikrowska M., Drożak A., Romanowska E. 2009. Differential turnover of the photosystem II reaction centre D1 protein in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. Biochim. Biophys. Acta., 1787: 1161-1169.

Romanowska E., Drożak A., Pokorska B., Shiell B. J., Michalski W. P. 2006. Organization and activity of photosystems in the mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. J. Plant Physiol., 163: 607-618.

Romanowska E., Drożak A., Powikrowska M., Zienkiewicz M., Pokorska B. 2008b. Mechanisms of photosynthetic apparatus acclimation of C4 plants to different irradiances. [W:] Allen J. F., Gantt E., Goldbeck J. H., Osmond B. (red.), Photosynthesis. Energy from the sun. Springer, 1045-1048.

Romanowska E., Kargul J., Powikrowska M., Finazzi G., Nield J., Drozak A., Pokorska B. 2008a. Structural organization of photosynthetic apparatus in agranal chloroplasts of maize. J. Biol. Chem., 283: 26037-26046.

Sage R. F. 2004. The evolution of C-4 photosynthesis. New Phytol., 161: 341-370.

Sage R. F., Zhu X. G. 2011. Exploiting the engine of $C_4$ photosynthesis. J. Exp. Bot., 62: 2989-3000.

Schnable P. S., Ware D., Fulton R. S., Stein J. C., Wei F. S., Pasternak S., Liang C. Z., Zhang J. W., Fulton L., Graves T. A., i in. 2009. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. Science., 326: 1112-1115.

Schuster G., Ohad I., Martineau B., Taylor W. C. 1985. Differentiation and development of bundle sheath and mesophyll thylakoids in maize. Thylakoid polypeptide composition, phosphorylation, and organization of photosystem II. J. Biol. Chem., 260: 11866-11873.

Suzuki S., Murai N., Kasaoka K., Hiyoshi T., Imaseki H., Burnell J. N., Arai M. 2006. Carbon metabolism in transgenic rice plants that express phosphoenolpyruvate carboxylase and/or phosphoenolpyruvate carboxykinase. Plant. Sci., 170: 1010-1019.

Spilatro S. R., Preiss J. 1987. Regulation of starch synthesis in the bundle sheath and mesophyll of *Zea mays* (L.): intercellular compartmentalization of enzymes of starch metabolism and the properties of the ADP glucose pyrophosphorylases. Plant Physiol., 83: 621-627.

Takabayashi A., Kishine M., Asada K., Endo T., Sato F. 2005. Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving $CO_2$-concentration mechanism in C4 photosynthesis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 102: 16898-16903.

Yamada M., Kawasaki M., Sugiyama T., Miyake H., Taniguchi M. 2009. Differential Positioning of C4 mesophyll and bundle sheath chloroplasts: aggregative movement of C4

mesophyll chloroplasts in response to environmental stresses. Plant Cell Physiol., 50: 1736-1749.

Yamori W., Masumoto C., Fukayama H., Makino A. 2012. Rubisco activase is a key regulator of non-steady-state photosynthesis at any leaf temperature and, to a lesser extent, of steady-state photosynthesis at high temperature. Plant J., 71: 870-880.

Vainstein A., Ferreira P., Peterson C. C., Verbeke J. A., Thornber J. P. 1989. Expression of the major light-harvesting chlorophyll *a/b*-protein and its import into thylakoids of mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. Plant Physiol., 89: 602-609.

von Caemmerer S., Furbank R. T. 1999. Modelling of C4 photosynthesis. [W:] Sage R., Monson R. K. (red.), C4 plant biology. Academic Press, UK, 173-211.

von Caemmerer S., Furbank R. T. 2003. The C4 pathway: an efficient $CO_2$ pump. Photos. Res., 77: 191-207.

# 2 Regulacja spoczynku i kiełkowania nasion – czynniki endogenne i oddziaływania środowiskowe

Agnieszka **Gniazdowska** / Katarzyna **Budnicka** / Urszula **Krasuska**

Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
Wydział Rolnictwa i Biologii, Katedra Fizjologii Roślin

ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: agnieszka_gniazdowska@sggw.pl

## Streszczenie

Nasiona pełnią istotną rolę w zachowaniu bioróżnorodności gatunków, gdyż zapewniają rozprzestrzenianie się roślin. Powstanie nasion jest ostatnim etapem fazy generatywnej i warunkuje utrzymanie ciągłości gatunku. W większości zbiorowisk roślinnych występują trwałe banki nasion w glebie, które sprzyjają utrzymaniu florystycznej bioróżnorodności. Kiełkowanie nasion znajdujących się w glebowym banku uzależnione jest w dużym stopniu od stanu spoczynku, jego rodzaju i głębokości. Spoczynek nasion to stan, w którym nasiona nie kiełkują, mimo zapewnienia warunków sprzyjających temu procesowi. Nasiona wymagające do kiełkowania jedynie odpowiednich czynników środowiska: temperatury, wilgotności, światła znajdują się w tzw. spoczynku fizycznym (względnym, płytkim). Natomiast, spoczynek głęboki nie ustępuje nawet, gdy nasiona zostaną umieszczone w warunkach środowiska optymalnych dla procesu kiełkowania. Spoczynek, a także kiełkowanie nasion są regulowane także przez czynniki endogenne, głównie hormony (kwas abscysynowy, gibereliny, etylen, brassinosteroidy, kwas jasmonowy), regulatory wzrostu (poliaminy), a także niskocząsteczkowe molekuły o charakterze sygnałowym (tlenek azotu, reaktywne formy tlenu, cyjanowodór). Zainteresowanie korzystnym oddziaływaniem lotnych substancji na kiełkowanie nasion bierze swój początek z obserwacji wpływu dymu powstającego podczas spalania materii organicznej: okazało się bowiem, że dym korzystnie oddziaływuje na kiełkowanie nasion. Zjawisko to można tłumaczyć tym, iż karrikiny – związki występujące w dymie, stymulują kiełkowanie nasion wielu (chociaż nie wszystkich) gatunków roślin; podobnie do dymu oddziałuje woda dymna. Istotną rolę w regulacji kiełkowania nasion odgrywają także oddziaływania allelopatyczne. W tym przypadku najczęściej obserwuje się hamowanie kiełkowania nasion, dzięki czemu możliwe jest wykorzystanie związków allelopatycznych do kontroli zachwaszczenia. Walka snu z przebudzeniem, rozgrywająca się w osi zarodkowej nasion i decydująca o przyszłości, prawidłowym wzroście i rozwoju nowego osobnika, ma podłoże molekularne, którego ważnym elementem jest rodzina genów *DOG*.

**Słowa kluczowe:** allelopatia, fitohormony, karrikiny, ROS, tlenek azotu

## 2.1. Wstęp

Nasiona stanowią główną formę rozprzestrzeniania się roślin w środowisku naturalnym, a ich jakość determinuje kolejne etapy cyklu życiowego organizmu (Job, Caboche 2008; Rajjou, Debeaujon 2008). Tolerancja nasion na niekorzystne warunki środowiska wynika ze zdolności do zapadania w stan spoczynku (Angelovici i in. 2010). Mimo śladowej aktywności fizjologicznej podczas spoczynku, prawidłowo wykształcone nasiona zachowują zdolność do kiełkowania. Właściwość ta ma ogromne znaczenie w sensie ekologicznym, agronomicznym i ekonomicznym. Spoczynek warunkuje długowieczność nasion i wpływa na ich czas przechowywania w bankach nasion. Z punktu widzenia ewolucji, spoczynek i długowieczność nasion ułatwiają zachowanie gatunku na danym terenie i jednocześnie przyczyniają się do utrzymania bioróżnorodności. Nasiona to zarówno środek produkcji rolniczej, jak i jeden z jej podstawowych celów. Z drugiej strony, spoczynek nasion ma też swoje negatywne strony w przypadku gatunków roślin powszechnie zaliczanych do chwastów. Nasiona takich roślin przeważnie szybciej kiełkują, w efekcie czego, chwasty konkurują z roślinami uprawnymi o składniki mineralne, przestrzeń i wodę. Dodatkowo trudno jest oddzielić nasiona chwastów od nasion uprawnych, przez co mogą one zanieczyszczać materiał siewny oraz pasze.

Nasiona znajdujące się na powierzchni gleby, jak i przemieszczone do jej głębszych warstw, są określane jako bank nasion. Jeśli nasiona znajdujące się w banku nasion kiełkują w czasie dłuższym niż 1 rok, określa się go jako trwały; gdy kiełkowanie nasion kończy się w ciągu jednego roku od momentu ich morfologicznej dojrzałości i rozsiewania, taki bank ma charakter przejściowy. Większość zbiorowisk roślinnych charakteryzuje występowanie trwałego banku nasion, który jednak wykazuje różną zasobność. Najbogatsze banki nasion występują na gruntach ornych, mniej zasobne – w zbiorowiskach łąkowych, torfowiskach lub lasach. Najuboższe banki nasion związane są ze zbiorowiskami alpejskimi i subalpejskimi (Bochenek i in. 2011). Glebowy bank nasion odgrywa decydującą rolę w utrzymaniu bioróżnorodności florystycznej, a kiełkowanie nasion w nim się znajdujących (tzw. dynamika banku nasion) uzależnione jest nie tylko od warunków środowiskowych, ale także od stanu spoczynku, w jakim znajdują się diaspory (Falińska i in. 1994).

## 2.2. Spoczynek i kiełkowanie nasion – definicje, klasyfikacja

Spoczynek nasion jest to stan charakteryzujący się przejściowym zahamowaniem wzrostu i spowolnieniem aktywności metabolicznej (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006), w którym nasiona, podlegając procesom odwodnienia, zachowują jednocześnie zdolność do kiełkowania. Spoczynek jest kontrolowany przez szereg czynników środowiskowych, głównie przez światło, temperaturę i wilgotność (Kranner i in. 2010), jak i przez wewnętrzne mechanizmy molekularne zlokalizowane w zarodku i łupinie nasiennej (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Inna definicja spoczynku nasion określa go jako okres, w którym zostają określone optymalne warunki potrzebne do zapoczątkowania kiełkowania, takie jak: minimalna temperatura czy odpowiednia wilgotność (Vleeshouwers i in. 1995; Finch-Savage i Leubner–Metzger 2006).

Kiełkowanie nasion jest to zespół procesów fizjologicznych, które mogą zajść dopiero po usunięciu wszystkich blokad związanych z utrzymaniem spoczynku (Nonogaki i in. 2010). Proces ten rozpoczyna się w momencie gwałtownego pobierania wody przez suche nasiona, a kończy aktywacją zarodka prowadzącą do przebicia okryw nasiennych przez korzeń zarodkowy, i jest określany jako kiełkowanie sensu stricto (Job, Caboche 2008; Nonogaki i in. 2010). Podczas ustępowania spoczynku, w nasionach zachodzą zmiany biochemiczne, przygotowujące zarodek do kiełkowania.

Spoczynek nasion generalnie dzielony jest na: spoczynek względny i spoczynek bezwzględny (Kucera i in. 2005; Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Spoczynek względny jest to stan wymuszony, wywołany przez niekorzystne warunki środowiska (susza, niska temperatura, promieniowanie UV, zbyt niska wilgotność) i kontrolowany przez obecność fitohormonów: giberelin (GA) i kwasu abscysynowego (ABA). Ten typ spoczynku zostaje przerwany w momencie zapewnienia warunków odpowiednich do kiełkowania. Może też być utracony i ponownie osiągnięty w wyniku zmieniających się warunków środowiska w poszczególnych porach roku (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Drugi typ spoczynku – bezwzględny, występuje u nasion świeżo zebranych, dojrzałych morfologiczne, ale pozbawionych zdolności do kiełkowania (Kucera i in. 2005). Kontrolowany jest przez czynniki wewnętrzne i stanowi jeden z etapów cyklu życiowego nasion. Ten rodzaj spoczynku nie ustępuje nawet po zapewnieniu optymalnych warunków do kiełkowania nasion. W celu jego usunięcia trzeba zastosować specjalne zabiegi, np. stratyfikację (przechowywanie nasion w odpowiednich warunkach temperatury i wilgotności) czy dodatkowe wprowadzenie giberelin. Głębokość spoczynku nasion podlega stopniowaniu. Zakres warunków niezbędnych do kiełkowania jest określany jako

„okno kiełkowania”. Zamykanie bądź otwieranie „okna kiełkowania” powoduje zmianę stopnia głębokości spoczynku nasion. Pogłębienie spoczynku może nastąpić w każdym momencie (np. w odpowiedzi na niesprzyjające warunki środowiska).

Dodatkowa klasyfikacja spoczynku nasion związana jest z cechami morfologicznymi nasion oraz ich właściwościami fizjologicznymi. Na tej podstawie wyróżniono pięć klas obejmujących spoczynek nasion: (i) spoczynek fizjologiczny, (ii) spoczynek morfologiczny, (iii) spoczynek morfologiczno-fizjologiczny, (iv) spoczynek fizyczny, (v) spoczynek mieszany (fizyczny i fizjologiczny) (Baskin, Baskin 2004; Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Do spoczynku głębokiego zaliczono spoczynek wynikający z niedojrzałości morfologicznej lub fizjologicznej zarodka. Spoczynek fizyczny natomiast można określić jako spoczynek względny, płytki.

Spoczynek fizjologiczny nasion występuje najczęściej i jest najbardziej rozpowszechniony wśród roślin okrytonasiennych i nagonasiennych. Jest również główną formą spoczynku nasion używanych jako modelowe w badaniach laboratoryjnych, np. rzodkiewnika (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh) czy sałaty siewnej (*Lactuca sativa* L.) (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). U nasion znajdujących się w głębokim spoczynku fizjologicznym nie zachodzą procesy wzrostowe zarodka lub są one zahamowane. Siewka rozwijająca się z takich nasion przeważnie jest obarczona anomaliami rozwojowymi. Obecność GA nie przerywa tego typu spoczynku, który przełamuje przeprowadzenie procesu stratyfikacji. W tym celu nasiona przechowywane są przez kilka miesięcy w temperaturach niskich (4-10°C) lub w wysokich (20-25°C), w wilgotnym podłożu. Przykładem nasion, u których występuje ten typ spoczynku, są nasiona klonu zwyczajnego (*Acer platanoides* L.) (Baskin, Baskin 2004; Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006).

Spoczynek morfologiczny występuje u nasion, w których zarodek ma małe rozmiary, ale zróżnicowaną budowę (obecne są liścienie i hipokotyl). Takie nasiona nie wymagają specjalnego traktowania, w wyniku którego dochodzi do usunięcia spoczynku; podobnie jest w przypadku spoczynku wywołanego niedojrzałością fizjologiczną zarodka. Zabiegiem usuwającym spoczynek, który wynika z niedojrzałości morfologicznej, jest ciepła stratyfikacja. Podczas tego zabiegu w optymalnych warunkach wilgotności i temperatury zarodki rosną w nasionach. Ten rodzaj spoczynku występuje u nasion wiciokrzewu sinego (*Lonicera caerulea* L.) (Phartyal i in. 2009) lub selera (*Apium graveolens* L.) (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006).

Spoczynek morfologiczno-fizjologiczny występuje u nasion z nieukształtowanym zarodkiem, ale posiadających cechy fizjologiczne decydujące o ich przejściu w ten stan. Przykładem nasion charakteryzujących się spoczynkiem tego typu są nasiona pełnika (*Trollius* L.) (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006).

Spoczynek mieszany występuje u nasion bodziszka (*Geranium* L.) (Finch--Savage, Leubner-Metzger 2006), cyclokarii okrągłoowocowej (*Cyclocarya paliuru* IIjinsk.) (Fang i in. 2006), galbanum (*Ferula gummosa* Boiss.) (Rahnama-Ghahfarokhi, Tavakkol-Afshari 2007). Nasiona tych roślin kiełkują po zastosowaniu zarówno zabiegów skaryfikacji, jak i stratyfikacji.

Spoczynek fizyczny wynika z obecności nieprzepuszczalnej łupiny nasiennej. Przykładem nasion o tym typie spoczynku mogą być nasiona kozieradki pospolitej (*Trigonella foenum-graecum* L.) (Baskin 2003; Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006).

## **2.3.** Czynniki regulujące spoczynek i kiełkowanie nasion

Spoczynek nasion jest silnie powiązany z ich tolerancją na odwadnianie (Angelovici i in. 2010). Utrzymanie obniżonej aktywności metabolicznej nasion zależy od zawartości wody, rodzaju i stosunku magazynowanych substancji zapasowych (tłuszcze/skrobia), budowy nasion oraz temperatury otoczenia. Spoczynek nasion jest kontrolowany przez czynniki zewnętrzne (środowiskowe) oraz wewnętrzne (genetyczne i hormonalne). Do czynników środowiskowych zalicza się: temperaturę, światło, wilgotność powietrza oraz promieniowanie UV (Koornneef i in. 2002; Kranner i in. 2010). Czynnikami endogennymi są: hormony (kwas abscysynowy – ABA, gibereliny – GA, etylen, brassinosteroidy, jasmoniany), regulatory wzrostu i rozwoju (np. poliaminy) oraz cząsteczki o charakterze sygnałowym: reaktywne formy tlenu (ROS), tlenek azotu (NO), cyjanowodór (HCN). Ponadto w regulacji spoczynku, a także kiełkowania nasion uczestniczą różnorodne substancje chemiczne występujące w naturze, np. składniki dymu, takie jak karrikiny (pochodne butenolidu) (Janas i in. 2010), tlenki azotu, gliceronitryle (Downes i in. 2013) oraz związki allelopatyczne wydzielane przez sąsiadujące rośliny. Temperatura i światło są skorelowane z powolnymi zmianami sezonowymi. Wpływają na zmiany głębokości spoczynku (temperatura) oraz na wrażliwość na inne czynniki (światło). Mogą wpływać również bezpośrednio na przerwanie stanu spoczynku (światło) i rozpoczęcie kiełkowania nasion (Benech-Arnold i in. 2000).

### **2.3.1.** Hormonalny kompleks regulatorowy spoczynku i kiełkowania nasion

Nasiona spoczynkowe charakteryzują się wysokim stężeniem ABA oraz niskim stężeniem GA. W czasie ustępowania spoczynku obserwuje się wzmożoną degradację ABA oraz zwiększoną biosyntezę GA, przy czym obniżenie stężenia

ABA w nasionach musi nastąpić przed wzrostem stężenia GA i zmianą wrażliwości komórek zarodka na GA (Ali-Rachedi i in. 2004; Jacobsen i in. 2002). Zwiększona zawartość ABA w nasionach przedłuża spoczynek i opóźnia kiełkowanie nasion. Taka sytuacja może być wywołana nadekspresją genów związanych z biosyntezą ABA lub represją genów kodujących enzymy związane z degradacją tego hormonu (Finkelstein i in. 2002). Przykładem mogą być nasiona mutantów rzodkiewnika *cyp707a2*, u których podwyższona zawartość ABA, wynika z mutacji genu kodującego 8'-hydroksylazę ABA, odpowiedzialną za katabolizm hormonu (Kucera i in. 2005). Z kolei przedwczesne kiełkowanie może być wynikiem deficytu ABA, jak w przypadku mutanta pomidora (*Solanum lycopersicum* L.) *sitiens* lub obniżenia wrażliwości na ten hormon, jak w przypadku mutanta rzodkiewnika *abi-3* (Hilhorst, Koornneef 2007).

Biosynteza GA w czasie rozwoju nasion prowadzi do akumulacji prekursorów lub/i aktywnych form GA w zarodku (Kucera i in. 2005). Synteza GA jest regulowana przez czynniki zewnętrzne, takie jak światło czy temperatura. Pod wpływem światła dochodzi do syntezy 3-oksydazy giberelinowej, która katalizuje reakcję biosyntezy aktywnej GA. Hormon ten jest ponadto niezbędny podczas rozluźniania ścian komórek warstwy aleuronowej i łupiny nasiennej, które otaczają oś zarodkową i stawiają mechaniczny opór w czasie jej wydłużania (Kucera i in. 2005). Z kolei białka szlaku sygnalnego GA tzw. białka DELLA stanowią represory sygnału GA i sprzyjają utrzymaniu spoczynku nasion (Voegele i in. 2011).

Hormonalny kompleks regulatorowy kiełkowania nasion obejmuje także etylen. Produkcja etylenu podczas kiełkowania jest wyższa w niespoczynkowych nasionach w porównaniu z nasionami spoczynkowymi (Bogatek, Gniazdowska 2012). Uważa się, że rola etylenu w usuwaniu spoczynku może być związana ze zmianami zachodzącymi w czasie transdukcji sygnału ABA. Produkowany w nasionach etylen może powodować spadek wrażliwości komórek zarodka na ABA. Spoczynek nasion mutantów rzodkiewnika, które charakteryzowały się brakiem wrażliwości na etylen (ang. *ethylene resistant*, *etr1*) był skorelowany z wyższą wrażliwością nasion na ABA (Beaudoin i in. 2000). Także w przypadku zarodków jabłoni (*Malus domestica* Borkh.) etylen przerywał spoczynek i stymulował kiełkowanie. Hormon ten dodatkowo eliminował zmiany morfologiczne charakterystyczne dla siewek wyrastających z nasion obarczonych głębokim spoczynkiem (Gniazdowska i in. 2010a).

Poliaminy (PA), chociaż nie są uważane za hormony roślinne, odgrywają istotną rolę w regulacji spoczynku i kiełkowania nasion. Obecność podstawowych PA (putrescyny, sperminy, spermidyny) wykazano w nasionach większości roślin (Krasuska i in. 2012). Spermina gromadzona jest w zarodku w czasie dojrzewania nasion i z reguły odpowiada za utrzymanie spoczynku i tym samym hamuje kieł-

kowanie. Natomiast putrescyna i spermidyna sprzyjają stymulacji kiełkowania. Regulacyjne działanie PA podczas ustępowania spoczynku i kiełkowania nasion jest wiązane z wpływem tych substancji na biosyntezę etylenu, a także ROS i NO (Krasuska i in. 2012).

Do specyficznych molekularnych czynników warunkujących spoczynek należy produkt genu *DOG1* (ang. *Delay Of Germination*). Rodzinę genów *DOG* poznano u wielu roślin, np. rzodkiewnika (Bentsink i in. 2006), pieprzycy siewnej (*Lepidium sativum* L.) (Graeber i in. 2010). Transkrypt genu *DOG1* jest obecny w dojrzałych nasionach, natomiast zanika całkowicie podczas ich imbibicji. Jak dotąd, funkcja tego białka jest nieznana (Graeber i in. 2012). Nasiona mutantów rzodkiewnika *dog1* (*loss-of-function*) nie wykazują spoczynku i charakteryzuje je niska żywotność. Badania wykonane na nasionach pieprzycy wykazały, że ekspresja genu *DOG1* jest regulowana przez ABA. Ponadto ekspresja *DOG1* wykazuje wysoką korelację z głębokością spoczynku nasion (Footitt i in. 2011). Białko *DOG1* jest syntetyzowane na stałym poziomie podczas dojrzewania posprzętnego, ale traci swą funkcję w nasionach całkowicie niespoczynkowych. Następuje to prawdopodobnie w wyniku potranslacyjnych modyfikacji białka, zachodzących podczas przechowywania nasion (Nakabayashi i in. 2012).

### **2.3.2.** ROS, NO, CO i HCN w regulacji spoczynku i kiełkowania nasion

ROS powstają na wszystkich etapach dojrzewania i kiełkowania nasion, gdyż są nieuniknionymi produktami wielu reakcji zachodzących w obecności tlenu. Wzrost produkcji ROS (głównie $H_2O_2$) ma miejsce podczas pierwszego etapu kiełkowania – imbibicji, w wyniku której następuje zwiększenie aktywności metabolicznej, w tym oddychania mitochondrialnego (Bailly i in. 2008; Job, Caboche 2008). ROS powstają w nasionach również podczas reakcji obronnych, np. pod wpływem ataku patogenów. Wówczas za produkcję ROS odpowiedzialna jest oksydaza NADPH zlokalizowana w błonach komórkowych (Gill, Tuteja 2010). Wyniki licznych badań prowadzonych w ostatnich dziesięcioleciach wykazały podwójną (cytotoksyczną i regulacyjną) rolę ROS w biologii nasion. Z jednej strony ich wysoka reaktywność wobec składników komórkowych może być przyczyną uszkodzeń i śmierci komórek, z drugiej, mogą w pośredni lub bezpośredni sposób wpływać na regulację procesów zachodzących w nasionach. Podwójną funkcję ROS w biologii nasion opisuje model „okna oksydacyjnego” (Bailly i in. 2008). Zbyt wysokie stężenie ROS przekraczające wyznaczony próg, wywołuje uszkodzenia komórek, zahamowanie kiełkowania oraz spadek wigoru i żywotności nasion, co w rezultacie uniemożliwia wykształcenie prawidłowej siewki. Z drugiej strony zdolność do kieł-

kowania nasiona osiągają dopiero wówczas, gdy stężenie ROS wzrasta do określonej wartości. Przy zbyt niskiej zawartości ROS w komórkach nasion pozostaje utrzymywany stan spoczynku. Podobną regulację ustępowania spoczynku i kiełkowania nasion przez reaktywne formy azotu (RNS), w tym głównie NO zakłada model „drzwi nitrozacyjnych" (Krasuska, Gniazdowska 2012). Tlenek azotu (NO) pełni ważną funkcję w regulacji kiełkowania nasion różnych gatunków roślin (Gniazdowska, Bogatek 2007), w tym również nasion jabłoni. Krótkotrwałe (3h) traktowanie spoczynkowych zarodków jabłoni donorami NO prowadzi do przełamania spoczynku i prawidłowego kiełkowania, co następuje w wyniku zmiany bilansu hormonalnego ABA i etylenu oraz przejściowej wzmożonej produkcji reaktywnych form tlenu (ROS) (Gniazdowska i in. 2010a). NO zastępuje zatem działanie niskiej temperatury, koniecznej do ustąpienia spoczynku tych nasion. Jednocześnie, podczas pierwszej fazy (ok. 14 dnia) chłodnej stratyfikacji nasion jabłoni, dochodzi do wzrostu emisji endogennego NO i produkcji ROS (Dębska i in. 2013), co jest skorelowane ze zwiększoną emisją HCN uwalnianego w wyniku hydrolizy związków cyjanogennych (Lewak 2011 i cytowane tam prace). Podobną, jak w przypadku NO, stymulację kiełkowania nasion niektórych gatunków roślin można zaobserwować po ich krótkotrwałej ekspozycji w obecności donorów tlenku węgla (CO). Zarówno w przypadku zarodków, u których ustępowanie spoczynku następowało w wyniku krótkotrwałego traktowania HCN, jak i CO, obserwowano przejściowy wzrost emisji NO (Gniazdowska i in. 2010b).

## **2.4.** Wpływ oddziaływań środowiskowych na ustępowanie spoczynku i kiełkowanie nasion – rola dymu oraz oddziaływań alleopatycznych między roślinami

Przez pewien czas korzystny efekt działania dymu na kiełkowanie nasion wielu gatunków roślin zasiedlających tereny narażone na cyklicznie powtarzające się pożary wiązano z NO (Keeley, Fotheringham 1998; Van Staden i in. 2000). W ostatnich latach stymulacyjny wpływ dymu na ustępowanie spoczynku nasion tłumaczy się obecnością specyficznych związków będących analogami butanolidu (3-metylo-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one), zwanych karrikinami (KAR) (Janas i in. 2010 i cytowane tam prace). Wykazano, że nasiona ponad 1200 gatunków roślin z 80 rodzajów, są wrażliwe na dym emitowany w następstwie pożarów. Zaliczane do nich gatunki występują w różnych strefach klimatycznych oraz różnych ekosystemach. Należą do nich zarówno rośliny użytkowe i laboratoryjne, np.: rzodkiewnik

(Nelson i in. 2009) sałata (*Lactuca sativa* L.), kukurydza (*Zea mays* L.), jak i chwasty, m.in. owies głuchy (*Avena fatua* L.) (Kępczyński i in. 2013). Syntetyczna karrikina (KAR1) stosowana w warunkach laboratoryjnych, w niskich stężeniach rzędu $10^{-9}$ M, jest silnym stymulatorem kiełkowania, co wykazano w biotestach wykonanych na fotoblastycznych (wrażliwych na światło) nasionach sałaty odm. *Grand Rapids* oraz wielu innych gatunkach z filogenetycznie rozproszonych rodzin pochodzących z obszarów Australii (*Conostylis aculeate* R.Br., *Stylidium affine* Sond.), Południowej Afryki *(Syncarpha vestita* (L.) B. Nord) oraz gatunków północnoamerykańskich (*Nicotiana attenuata* Torr. ex S.Watson, *Emmenanthe penduliflora* Benth.*)* (Flematti i in. 2007; Chiwocha i in. 2009). Należy jednak podkreślić, że kiełkowanie nie wszystkich nasion można stymulować podaniem karrikiny (Downes i in. 2013), chociaż w większości, diaspory wrażliwe na dym lub tzw. wodę dymną wykazują również wrażliwość na KAR. Oddziaływanie KAR1 jest wiązane z jej korzystnym wpływem na biosyntezę GA, gdyż np. u rzodkiewnika związek ten powodował wzmożenie ekspresji genu *GA3ox* (Nelson i in. 2009). W przypadku nasion owsa głuchego wydaje się, że korzystne działanie KAR1 zachodzi poprzez etylen i GA (Kepczyński, Van Staden 2012; Kepczyński i in. 2013).

Allelopatię definiuje się jako wzajemne oddziaływanie pomiędzy roślinami oraz roślinami i mikroorganizmami (zwłaszcza mikroogranizmami glebowymi) o charakterze biochemicznym, wywołujące zwykle efekty negatywne, polegające na ograniczeniu kiełkowania nasion i hamowaniu wzrostu siewek. Callaway i Ridenour (2004), w oparciu o obserwację monokultur niektórych gatunków inwazyjnych, wysunęli hipotezę „nowej broni chemicznej" zakładającą, że jedną z przyczyn utraty bioróżnorodności na terenach zaatakowanych przez rośliny inwazyjne jest ich zdolność do biosyntezy i wydzielania silnych związków allelopatycznych. Kontrowersje wokół tego zagadnienia nie zostały jeszcze jednoznacznie rozstrzygnięte (Gniazdowska 2005, 2008), niemniej jednak negatywny wpływ allelozwiązków produkowanych przez jedne rośliny na inne sąsiadujące osobniki lub znajdujące się w glebie nasiona, pozostaje bezsprzecznym faktem. Jednym z powszechnie notowanych efektów działania związków allelopatycznych jest hamowanie kiełkowania nasion. Dotyczy to zarówno nasion chwastów, jak i roślin uprawnych, jednak nasiona poszczególnych roślin charakteryzuje różna wrażliwość na allelozwiązki, co pozwala na ich zastosowanie jako alternatywnej – w stosunku do syntetycznych herbicydów – metody ograniczenia zachwaszczenia (Gniazdowska 2007). Różna wrażliwość nasion na związki allelopatyczne (np. cyjanamid) może wynikać w rozmiarów diaspor i grubości okryw nasiennych (Sołtys i in. 2012). Mechanizm działania związków allelopatycznych odpowiadający za hamowanie kiełkowania nasion jest różnorodny. Dotyczy zarówno zaburzenia bilansu fitohormonalnego, jak też

hamowania aktywności kardynalnych procesów kiełkowania, np. uruchamiania materiałów zapasowych (Kupidłowska i in. 2006; Gniazdowska i in. 2007). Innym zjawiskiem prowadzącym do zahamowania kiełkowania nasion w obecności substancji chemicznych w glebie jest indukcja stresu oksydacyjnego, objawiająca się nagromadzaniem ROS (Krasuska i in. 2014 i cytowane tam prace).

## **2.5.** Podsumowanie

Czynniki warunkujące ustępowanie spoczynku nasion nie zawsze pokrywają się z warunkami wymaganymi do indukcji kiełkowania. W przypadku wielu nasion, procesy te następują w innym przedziale czasowym. Mimo to najczęściej rozpatrywane są łącznie, gdyż w rezultacie prowadzą do aktywacji zarodka i wzrostu siewki. Należy jednak pamiętać, że utrzymanie spoczynku nasion zapobiega ich kiełkowaniu, jednak ustąpienie spoczynku nie jest równoznaczne z rozpoczęciem kiełkowania, gdyż w środowisku mogą występować specyficzne warunki utrudniające ten proces (np. obecność związków allelopatycznych). Z drugiej strony, przedłużająca się obecność czynników przełamujących spoczynek nasion (np. toksycznych gazów – NO, HCN, CO) będzie hamowała kiełkowanie, a nawet prowadziła do obniżenia żywotności nasion. Niewątpliwie, właściwość nasion związana z ich długowiecznością, wynikająca między innymi ze zdolności utrzymania stanu spoczynku, pozwalająca na tworzenie trwałych glebowych banków nasion, jest gwarantem utrzymania bioróżnorodności zbiorowisk roślinnych.

### Podziękowania

Praca powstała w czasie realizacji projektu badawczego NCN NN 303821840. Autorzy składają serdeczne podziękowania prof. dr hab. Renacie Bogatek-Leszczyńskiej za „otwarcie drzwi” wiodących do poznania biologii nasion, a w szczególności mechanizmów regulacji spoczynku i kiełkowania nasion.

### Literatura

Ali-Rachedi S., Bouinot D., Wagner M. H., Bonnet M., Sotta B., Grappin P., Jullien M. 2004. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana*. Planta, 219: 479-488.

Angelovici R., Galili G., Fernie A. R., Fait A. 2010. Seed desiccation: a bridge between maturation and germination. Trends Plant Sci., 15: 1360-1385.

Bailly C., El-Maarouf-Bouteau H., Corbineau F. 2008. From intracellular signaling networks to cell death: the dual role of reactive oxygen species in seed physiology. Comp. Rend. Biol., 331: 806-814.

Baskin C. C. 2003. Breaking physical dormancy in seeds – focussing on the lens. New Phytol., 158: 229-232.

Baskin J. M., Baskin C. C. 2004. A classification system for seed. Seed Sci. Res., 14: 1-16.

Beaudoin N., Serizet C., Gosti F., Giraudat J. 2000. Interaction between abscisic acid and ethylene signaling cascade. Plant Cell, 12: 1103-1115.

Benech-Arnold R. L., Sanchez R. A., Forcella F., Kruk B. C., Ghersa C. M. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. Field Crops Res., 67: 105-122.

Bentsink L., Jowett J., Hanhart C.J., Koornneef M. 2006. Cloning of DOG1, aquantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis*. PNAS, 103: 17042-17047.

Bochenek A., Gołaszewski J., Żuk-Gołaszewska K. 2011. Znaczenie glebowego banku nasion chwastów dla bioróżnorodności terenów uprawnych. Post. Nauk Rol., 4/2011: 143-154.

Bogatek R., Gniazdowska A. 2012. Ethylene in seed development, dormancy and germination. Ann. Plant Rev., 44: 189-218.

Callaway R. M., Ridenour W. M. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. Front Ecol. Environ., 2: 436-443.

Chiwocha S. D. S., Dixon K. W., Flematti G. R., Ghisalberti E. L., Merritt D. J., Nelson D. C., Riseborough J.-A. M., Smith S. M. 2009. Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. Plant Sci., 177: 252-256.

Dębska K., Krasuska U., Budnicka K., Bogatek R., Gniazdowska A. 2013. Dormancy removal of apple seeds by cold stratification is associated with fluctuation in $H_2O_2$, NO production and protein carbonylation level. J. Plant Physiol., 170: 480-488.

Downes K. S., Light M. E., Pošta M., Kohout L., van Staden J. 2013. Comparison of germination responses of *Anigozanthos flavidus* (Haemodoraceae), *Gyrostemon racemiger* and *Gyrostemon ramulosus* (Gyrostemonaceae) to smoke-water and the smoke-derived compounds karrikinolide (KAR1) and glyceronitrile. Ann. Bot., 111: 489-497.

Falińska K., Jankowska-Błaszczuk M., Szydłowska J. 1994. Bank nasion w glebie, a dynamika roślinności. Wiad. Bot., 38: 35-46.

Fang S, Wang J., Wei Z., Zhu Z. 2006. Methods to break dormancy in *Cyclocarya paliurus* (Batal) Iljinskaja. Sci. Hort., 110: 305-309.

Finch-Savage W. E., Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. New Phytol., 171: 501-523.

Finkelstein R., Gampala S. S. L., Rock C. 2002. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. Plant Cell, 14: 515-545.

Flematti G. R., Goddard-Borger E. D., Meritt D. J., Gisalberti E. I., Dixon K. W., Trengove R. D. 2007. Preparation of 2H-furo[2,3–c]pyran-2– one derivatives and evaluation of their germination-promoting activity. J. Agric. Food Chem., 55: 2189-2194.

Footitt S., Douterelo-Soler I., Clay H., Finch-Savage W. E. 2011. Dormancy cycling in *Arabidopsis* seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. PNAS, 108: 20236-20241.

Gill S. S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiol. Biochem., 48: 909-930.

Gniazdowska A. 2005. Oddziaływania allelopatyczne – „nowa broń" roślin inwazyjnych. Kosmos, 54: 221-226.

Gniazdowska A. 2007. Biotechnologia szansą dla zastosowania allelopatii jako alternatywnej metody zwalczania chwastów. Biotechnologia, 2(77): 42-53.

Gniazdowska A. 2008. Czy oddziaływania allelopatyczne to nowa broń roślin inwazyjnych. Kontrowersje wokół badań dotyczących roli katechiny w inwazji *Centaurea maculosa*. Kosmos, 57: 39-41.

Gniazdowska A., Bogatek R. 2007. Regulacyjna rola tlenku azotu w kiełkowaniu nasion. Post. Biol. Kom., 34: 431-443.

Gniazdowska A., Krasuska U., Bogatek R. 2010a. Dormancy removal in apple embryos by nitric oxide or cyanide involves modifications in ethylene biosynthetic pathway. Planta, 232: 1397-1407.

Gniazdowska A., Krasuska U., Dębska K., Andryka P., Bogatek R. 2010b. The beneficial effect of small toxic molecules on dormancy alleviation and germination of apple embryos is due to NO formation. Planta, 232: 999-1005.

Gniazdowska A., Oracz K., Bogatek R. 2007. Phytotoxic effect of sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaf on germinating mustard (*Sinapis alba* L.) seeds. Allelopathy J., 19: 215-226.

Graeber K., Linkies A., Müller K., Wunchova A., Rott A., Leubner-Metzger G. 2010. Cross-species approaches to seed dormancy and germination: conservation and biodiversity of ABA – regulated mechanisms and the Brassicaceae *DOG1* genes. Plant Mol. Biol., 73: 67-87.

Graeber, K., Nakabayashi, K., Miatton, E., Leubner-Metzger, G., Soppe, W. J. J. 2012. Molecular mechanisms of seed dormancy. Plant Cell Environ., 35: 1769-1786.

Hilhorst H. W. M., Koornneef M. 2007. Dormancy in plants. [W]: Encyclopedia of Life Sciences.Wyd. Wiley&Son. DOI: 10.1002/9780470015902.a0002045.

Jacobsen J. V., Pearce D. W., Poole A. T., Pharis R. P., Mander L. N. 2002. Abscisic acid, acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley. Physiol. Plant., 115: 428-441.

Janas K. M., Dziegielewski M., Szafrańska K., Posmyk M. 2010. Karrikiny – nowe regulatory kiełkowania nasion i wzrostu roślin. Kosmos, 59: 581-587.

Job D., Caboche M. 2008. Seed of life. Comp. Rend. Biol., 331: 711-714.

Keeley J. E., Fotheringham C. J. 1998. Mechanism of smoke – induced seed germination in post-fire chaparral annual. J. Ecol., 86: 27-36.

Kępczyński J., Cembrowska-Lech D., Van Staden J. 2013. Necessity of gibberellin for stimulatory effect of KAR1 on germination of dormant *Avena fatua* L. caryopses. Acta Physiol. Plant., 35: 379-387.

Kępczyński J., Van Staden J. 2012. Interaction of karrikinolide and ethylene in controlling germination of dormant *Avena fatua* L. caryopses. Plant Growth. Regul., 67: 185-190.

Koorneef M., Bentsink L., Hilhorst H. 2002. Seed dormancy and germination. Plant Biol., 5: 33-36.

Kranner I., Minibayeva F.V., Beckett R.P., Seal C. E. 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. New Phytol., 188: 655-673.

Krasuska U., Budnicka K., Bogatek R., Gniazdowska A. 2012. Poliaminy w regulacji spoczynku i kiełkowania nasion. Post. Biol. Kom., 39: 395-414.

Krasuska U., Gniazdowska A. 2012. Nitric oxide and hydrogen cyanide as regulating factors of enzymatic antioxidant system in germinating apple embryos. Acta Physiol. Plant., 34: 683-692.

Krasuska U., Staszek P., Antosik A., Gniazdowska A. 2014. Reaktywne formy tlenu w oddziaływaniach allelopatycznych. Kosmos, 63 (w druku).

Kucera B., Cohn M.A., Leubner-Metzger G. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release germination. Seed Sci. Res., 15: 281-307.

Kupidłowska E., Gniazdowska A., Stępień J., Corbineau F., Vinel D., Skoczowski A., Janeczko A., Bogatek R. 2006. Impact of sunflower (*Helianthus annuus* L.) extracts upon reserve mobilization and energy metabolism in germinating mustard (*Sinapis alba* L.) seeds. J. Chem. Ecol., 32: 2569-2583.

Lewak St. 2011. Metabolic control of embryonic dormancy in apple seed: seven decades of research. Acta Physiol. Pant., 33: 1-24.

Nakabayashi K., Bartsch M., Xiang Y., Miatton E., Pellengahr S., Yano R., Seo M., Soppe, W. J. J. 2012. The time required for dormancy release in *Arabidopsis* is determined by DELAY OF GERMINATION 1 protein levels in freshly harvested seeds. Plant Cell, 24: 2826-2838.

Nelson D. C., Risebourgh J. A., Flematti G. R., Stevens J., Gisalberti E. I., Dixon K. W., Smith S. M. 2009. Karrikins discovered in smoke trigger *Arabidopsis* seed germination by a mechanizm requiring gibbrellic acid synthesis and light. Plant Physiol., 149, 863-873.

Nonogaki H., Bassel G. W., Bewley J. D. 2010. Germination – still a mystery. Plant Sci., 179: 574-581.

Phartyal S. S., Kondo T., Hoshino Y., Baski C. C., Baskin J. M. 2009. Morphological dormancy in seeds of the autumn-germinating shrub *Lonicera caerulea* var. *emphyllocalyx* (Caprifoliaceae). Plant Species Biol., 24: 20-26.

Rahnama-Ghahfarokhi A., Tavakkol-Afshari R. 2007. Methods for dormancy breaking and germination of galbanum seeds (*Ferula gummosa*). Asia J. Plant Sci., 6: 611-616.

Rajjou L., Debeaujon I. 2008. Seed longevity: Survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. Comp. Rend. Biol., 331: 796-805.

Soltys D., Bogatek R., Gniazdowska A. 2012. Phytotoxic effects of cyanamide on seed germination and seedling growth of weed and crop species. Acta Biol. Cracoviensia series Bot., 54/2:1-6.

Van Staden J., Brown N. A. C., Jager A.K., Johnson T. A. 2000. Smoke as a germination cue. Plant Species Biol., 15: 167-178.

Vleeshouwers L. M., Bouwmeester H. J., Karssen C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. J. Ecol., 83: 1031-1037.

Voegele A., Linkies A., Müller K., Leubner-Metzger G. 2011. Members of the gibberellin receptor gene family *GID1* (*GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1*) play distinct roles during *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana* seed germination. J. Exp. Bot., 62: 5131-5147.

# 3 Udział NO w regulacji wzrostu i morfogenezy roślin w różnych warunkach środowiskowych

Aneta **Adamczuk** / Irena **Siegień** / Iwona **Ciereszko**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii, Zakład Fizjologii Roślin

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: aneta.baran5@wp.pl

## Streszczenie

Tlenek azotu (NO) jest niskocząsteczkowym reaktywnym związkiem, którego oddziaływanie na procesy wzrostowe oraz metabolizm roślin zostało stosunkowo dobrze poznane. Rośliny nie tylko reagują na zmiany zawartości NO w środowisku, ale także fluktuacje stężenia tego gazu wynikające z procesów syntezy i „zmiatania". Cytotoksyczny bądź ochronny charakter oddziaływania NO w komórkach jest warunkowany stężeniem gazu. Wielokierunkowe działanie NO w komórce roślinnej zależy od czynników endogennych jak i egzogennych. Wykazano jego udział w regulacji takich procesów, jak: spoczynek i kiełkowanie nasion, wzrost, kwitnienie i starzenie roślin. Regulacja niektórych procesów odbywa się poprzez interakcję NO z hormonami roślinnymi. NO wraz z auksynami indukuje wytwarzanie korzeni, a w interakcji z kwasem abscysynowym (ABA) wpływa na regulację ruchu aparatów szparkowych. Badania nad organogenezą w kulturach *in vitro* w obecności NO wykazały m.in. jego pozytywny wpływ na regenerację pędów lnu czy pochrzynu. Wskazywano także na udział NO w reakcjach odpornościowych roślin na stresy abiotyczne (susza, zasolenie, wysokie temperatury, metale ciężkie, zranienie). Jego ochronna rola polega głównie na obniżaniu negatywnego działania reaktywnych form tlenu (ROS), a także na aktywacji dróg transdukcji sygnału regulowanych przez inne cząsteczki sygnałowe, np.: jony wapnia ($Ca^{2+}$), cykliczny guanozynomonofosforan (cGMP), czy nadtlenek wodoru ($H_2O_2$). Wysokie stężenie NO w komórkach roślinnych w warunkach stresowych może prowadzić do stresu nitrozacyjnego, zaś wysoki poziom ROS w tych warunkach wywołuje stres oksydacyjny. W ostatnich latach mówi się o indukcji stresu nitro-oksydacyjnego w warunkach stresowych, co wskazuje na istnienie ścisłej zależności pomiędzy ROS a reaktywnymi formami azotu (RNS).

**Słowa kluczowe:** kultury *in vitro,* ROS, SNP, stres abiotyczny, stres nitro-oksydacyjny

## **3.1.** Wstęp

Tlenek azotu (NO), związek o prostej budowie, jest wielofunkcyjnym wtórnym przekaźnikiem w komórkach różnych organizmów, po raz pierwszy opisanym u ssaków. W komórkach roślinnych NO odpowiada za regulację podstawowych mechanizmów związanych z utrzymaniem homeostazy redoks. Podwójny charakter tej cząsteczki, obronny i toksyczny, zależny jest od stężenia tego związku w komórce. W niskich stężeniach pozytywnie wpływa na wzrost i rozwój, natomiast w wysokich stężeniach wyraźnie zakłóca metabolizm roślin.

Tlenek azotu to niewielka, gazowa i silnie reaktywna cząsteczka, będąca wolnym rodnikiem o wysokiej dyfuzyjności, dobrze rozpuszczalnym w wodzie, o czasie półtrwania poniżej 6 sekund. NO z łatwością może migrować do hydrofilowych obszarów komórki, takich jak cytoplazma, ale także łatwo dyfundować przez warstwy lipidowe błon (Corpas i in. 2011). NO łatwo reaguje z akceptorami i donorami elektronów, z jonami metali przejściowych (żelazo, cynk, miedź), a pośrednio – jako reaktywne formy azotu z DNA – z białkami i lipidami, co zostało dokładniej opisane w opracowaniach polskojęzycznych (Gniazdowska i in. 2009; Grzegorzewska i in. 2009).

W komórkach roślinnych NO syntetyzowany jest w mitochondriach, peroksysomach, chloroplastach, jak również w cytoplazmie oraz apoplaście. Roślinne szlaki biosyntezy NO można generalnie podzielić na: a) redukcyjne, związane z redukcją $NO_2^-$, b) oksydacyjne, zależne od argininy (Frohlich i Durner 2011; Gupta i in. 2011). Powstawanie NO w wyniku redukcji $NO_2^-$ może zachodzić przy udziale enzymów, m.in. reduktazy azotanowej (NR), reduktazy azotyn-tlenek azotu (NI-NOR), oksydoreduktazy ksantynowej (XOR), lub też nieenzymatycznie. W komórkach roślinnych NO może też powstawać przy udziale enzymu o aktywności podobnej do syntazy tlenku azotu (NOS-like), który w obecności tlenu i przy udziale NADPH katalizuje przekształcenie L-argininy do NO i L-cytruliny. Ze względu na fakt, że enzymu takiego, jak również genu odpowiedzialnego za syntezę tego białka w komórkach roślin wyższych nie udało się, jak dotąd, zidentyfikować, udział/brak udziału NOS w syntezie NO w roślinach jest zagadnieniem podlegającym ciągłym dyskusjom (Frohlich, Durner 2011; Gupta i in. 2011; Mur i in. 2013). Inne postulowane, zależne od argininy, oksydacyjne drogi syntezy NO związane są z udziałem poliamin i hydroksyloaminy (Gupta i in. 2011).

Stężenie cząsteczki biologicznie aktywnej, jaką jest NO, w miejscu działania zależy od jej syntezy, jak i usuwania. W proces unieczynnienia NO zaangażowany jest m.in. anionorodnik ponadtlenkowy ($O_2^{\bullet -}$), glutation (GSH) oraz jony metali przejściowych (Grzegorzewska i in. 2009). Stosunkowo niedawno pojawiły się in-

formacje wskazujące na reakcję NO z hemoglobinami roślinnymi, co zostało szczegółowo omówione w pracach przeglądowych (Gniazdowska i in. 2009; Hebelstrup i in. 2013).

NO, obok ROS i hormonów, odgrywa ważną rolę w regulacji procesów morfogenetycznych w roślinach. Zjawisko to zostanie omówione w niniejszym opracowaniu, ze szczególnym uwzględnieniem procesów przebiegających w warunkach *in vitro*.

## **3.2.** Regulacja przez NO procesów wzrostowych w roślinach w warunkach fizjologicznych

Tlenek azotu odgrywa kluczową rolę w regulacji procesów wzrostu i rozwoju, na różnych etapach cyklu życiowego roślin. Wykazano, że donory NO stymulują kiełkowanie nasion, m.in.: stulichy psiej (*Descurainia sophia* L.) (Li i in. 2005), szarłatu szorstkiego (*Amaranthus retroflexus* L.) (Liu i in. 2011), sałaty siewnej (*Lactuca sativa* L.) (Beligni, Lamattina 2000) czy jabłoni domowej (*Malus domestica* Borkh.) (Gniazdowska i in. 2010). Zaobserwowano korzystny wpływ tej cząsteczki na przyrost świeżej masy kukurydzy zwyczajnej (*Zea mays* L.) (Hebelstrup i in. 2013), wydłużanie hypokotyla siewek rzodkiewnika pospolitego (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) oraz wydłużanie międzywęźli ziemniaka (*Solanum tuberosum* L.) (Beligni, Lamattina 2000). Tlenek azotu wpływa również na aktywację merystemu i różnicowanie pąków u żyworódki pierzastej (*Kalanchoe pinnata* (Lam.) Pers.) (Abat, Deswal 2013), rozwój blaszki liściowej u grochu (*Pisum sativum* L.) (Leshem, Haramaty 1996), regulację fotomorfogenezy u *A. thaliana* (Simontacchi i in. 2013). Wykazano także zaangażowanie tego gazu w modulację programowanej śmierci komórkowej w czasie rozwoju ksylemu (Gabaldon i in. 2005) oraz opóźnianie procesu starzenia roślin (Yemetes i in. 2011). Sugeruje się, że NO poprzez hamowanie syntezy etylenu, przyczynia się do opóźniania dojrzewania owoców (Hebelstrup i in. 2013).

Regulacja procesów zachodzących w roślinach odbywa się także poprzez interakcję NO z innymi niż etylen hormonami roślinnymi. Uczestniczy on, podobnie jak auksyny, w modulacji wygięcia geotropicznego korzeni siewek soi warzywnej (*Glycine max* L.) (Hu i in. 2005). Zaobserwowano także dodatni wpływ NO na organogenezę korzeni siewek ogórka (*Cucumis sativus* L.) (Pagnussat i in. 2003). Podobną stymulację wzrostu korzeni uzyskano zarówno po zastosowaniu kwasu indolilo-3-octowego (IAA), jak i donorów NO (nitroprusydku sodu – SNP

i S-nitrozo-N-acetylopenicyloaminy –SNAP), a także w przypadku łącznego podawania obu związków, co wskazuje, że NO może działać bezpośrednio lub współdziałać z auksynami (Pagnussat i in. 2003). W procesie indukowanej przez NO organogenezy korzeni postuluje się ponadto udział cyklicznego guanozynomonofosforanu (cGMP), kinaz MAP oraz, poprzez aktywację fosfolipazy D, produktów metabolizmu fosfatydyloinozytoli (Pagnussat i in. 2003, 2004; Lanteri i in. 2008). Inne doniesienia wskazują, że NO samodzielnie lub w interakcji z auksynami, może regulować procesy rozwojowe u roślin poprzez modyfikacje (S-nitrozylacje i nitracje) białek cytoszkieletu (Yadav i in. 2011; Yemetes i in. 2011). Zwrócono również uwagę na współdziałanie NO z kwasem abscysynowym (ABA). Wykazano, że NO i $H_2O_2$, których synteza indukowana jest przez ABA, zaangażowane są, poprzez aktywację kanałów wapniowych i inaktywację kanałów potasowych, w regulację ruchów aparatów szparkowych u *A. thaliana* i bobu (*Vicia faba* L.) (Garcia-Mata, Lamattina 2007). Dane literaturowe dotyczące regulacji kiełkowania nasion przez NO, wskazują na interakcje tej cząsteczki nie tylko z hormonami (giberelinami, etylenem i ABA), ale również z innymi molekułami sygnalnymi, takimi jak $H_2O_2$ czy cyjanowodór (HCN), co zostało opisane w pracy przeglądowej autorstwa Gniazdowska i Bogatek (2007). Inne przykłady interakcji NO z hormonami roślinnymi zostały omówione szczegółowo w pracy przeglądowej Simontacchi i in. (2013).

## **3.3.** Rola NO w regulacji wzrostu i morfogenezy w warunkach stresowych

Tlenek azotu, poza regulacją szeregu procesów fizjologicznych, może wpływać toksycznie na organizmy roślinne, a jednocześnie pełnić funkcję ochronną. Destrukcyjna rola NO wynika z tego, iż cząsteczka ta łatwo reaguje z $O_2^{\bullet-}$ tworząc nadtlenoazotyn ($ONOO^-$), który reaguje z DNA, białkami czy grupami tiolowymi (Grzegorzewska i in. 2009). Pod wpływem czynników stresowych, poza ROS, dochodzi w komórkach do nadmiernego nagromadzenia reaktywnych form azotu (RNS), co może wywoływać stres nitrozacyjny (Corpas, Barosso 2013). Jednoczesne wytwarzanie ROS i RNS może wywoływać stres oksydacyjny i nitrozacyjny, równocześnie zaś wzajemne oddziaływanie między ROS a RNS może prowadzić do indukcji stresu nitro-oksydacyjnego (Corpas, Barroso 2013). Zjawisko to opisane zostało w przypadku roślin poddanych działaniu niskiej temperatury (Airaki i in. 2012), stresu solnego (Leterrier i in. 2012) czy suszy (Signorelli i in. 2013).

NO uczestniczy w regulacji wielu procesów związanych z działaniem niekorzystnych czynników środowiskowych, takich jak: zasolenie, susza, niska/wysoka temperatura, UV-B, jony metali (Neill i in. 2003). Tlenek azotu, jako przeciwutleniacz, poprzez regulację stężenia ROS uczestniczy w utrzymywaniu homeostazy oksydacyjno-redukcyjnej, co prowadzi do podwyższenia odporności roślin na stresy (Grzegorzewska i in. 2009). Zaobserwowano, że rośliny poncyrii (*Poncirus trifoliata* L.) poddane działaniu SNP i późniejszemu stresowi suszy, charakteryzowały się niższym stężeniem ROS, a także podwyższoną aktywnością enzymów antyoksydacyjnych oraz były bardziej odporne na utratę wody (Fan, Liu 2012). Traktowanie SNP siewek ryżu siewnego (*Oryza sativa* L.) (Uchida i in. 2002), łubinu żółtego (*Lupinus luteus* L.) (Kopyra, Gwóźdź 2003) oraz kukurydzy (Zhang i in. 2006), poddanych wcześniej działaniu stresu solnego, powodowało poprawę żywotności i szybszy wzrost tych roślin. W warunkach niskich/wysokich temperatur NO może pełnić rolę antyoksydacyjną i poprzez wpływ na obniżenie wysokiego stężenia ROS, podwyższa odporność roślin na stresy (Neill i in. 2003). NO w obecności metali (ołowiu (Pb), kadmu (Cd)) podwyższa aktywność enzymów antyoksydacyjnych (Kopyra, Gwóźdź 2003). U pszenicy zwyczajnej (*Triticum aestivum* L.), po ekspozycji na SNP, również zaobserwowano wzmożoną aktywność enzymatycznych antyoksydantów oraz obniżenie stężenia $H_2O_2$ i dialdehydu malonowego (MDA) wywołanego toksycznym wpływem jonów glinu ($Al^{3+}$) (Zhang i in. 2008).

Aktywność NO w roślinach w warunkach stresowych wiąże się z interakcją tej cząsteczki z hormonami (ABA, etylenem, kwasem jasmonowym, kwasem salicylowym) i innymi cząstkami sygnalnymi (np. $H_2O_2$) (Simontacchi i in. 2013). Przykładowo, NO wraz z ABA i $H_2O_2$, poprzez kinazy MAP, w warunkach suszy współdziałają w zamykaniu aparatów szparkowych, w reakcji na zranienie z kwasem jasmonowym, w regulacji starzenia czy w reakcji na stres biotyczny z kwasem salicylowym (Neill i in. 2003). Doniesienia ostatnich lat wskazują, że NO jako cząstka sygnalna, poza wyżej wspomnianymi kinazami MAP, może uruchamiać inne elementy szlaku transdukcji sygnału, takie jak: cGMP, cykliczną ADP rybozę (cADPR), $Ca^{2+}$, doprowadzając w konsekwencji do zmiany ekspresji genów i podwyższenia tolerancji na stres (Gill i in. 2013; Mur i in. 2013).

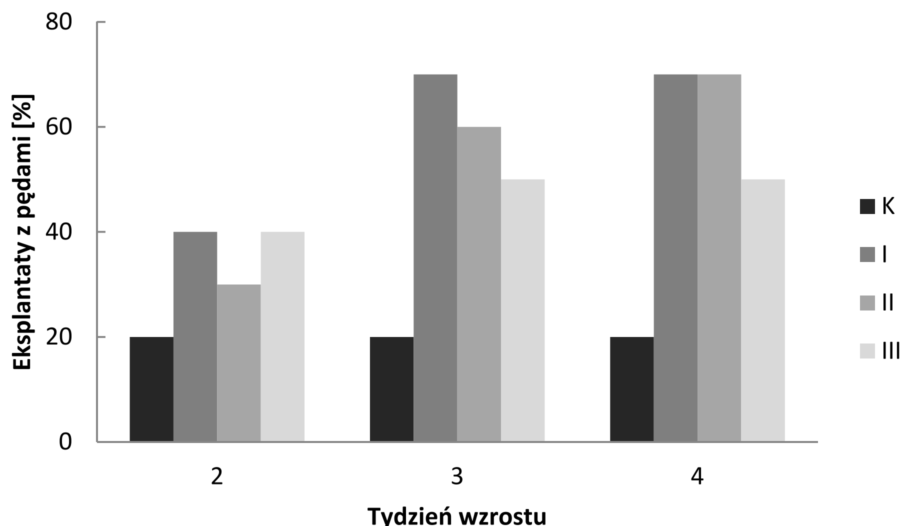
Jednym ze mechanizmów działania NO są reakcje z resztami aminokwasowymi łańcucha polipeptydowego, które prowadzą do modyfikacji potranslacyjnych białek. Szczególnie ważną rolę odgrywa nitrozylacja reszt cysteiny (S-nitrozylacja – RSNO), rozpatrywana jako modyfikacja o charakterze sygnałowym, a także modyfikacja tyrozyny – nitracja. Przebieg tych procesów i ich rola w reakcjach roślin na stresy, zostały omówiony szczegółowo w pracy przeglądowej (Pietrowska, Małolepsza 2013).

## **3.4.** Rola NO w regulacji procesów morfogenetycznych w warunkach *in vitro*

Roślinne kultury *in vitro*, ze względu na wzrost w ściśle kontrolowanych warunkach czy też sterylność uzyskanego materiału, stanowią dogodny model do badań mechanizmów udziału NO w regulacji wzrostu i rozwoju, jednakże, jak dotychczas, są niezbyt często wykorzystywane. Najczęściej prowadzone doświadczenia polegają na obserwacjach procesów morfogenetycznych zachodzących w warunkach *in vitro* pod wpływem dodanych do pożywki różnych donorów NO. Stymulujący wpływ SNP na kaulogenezę stwierdzono w kulturach drzewa strączkowego (*Albizzia lebbeck* L.) (Kalra, Babbar 2012), zaś na kaulogenezę i ryzogenezę w kulturach *in vitro* jabłoni (*Malus hupehensis* Rehd.) (Han i in. 2009). Pozytywny efekt dodanych do pożywki donorów NO (m. in. SNP, SNAP) na regenerację pędów oraz korzeni uzyskano również w kulturach lnu zwyczajnego (*Linum usitatissimum* L.) (Kalra, Babbar 2010). W przypadku kultur pochrzynu chińskiego (*Dioscorea opposita* Thunb.) wykazano, że zastosowanie SNP, poprzez obniżenie stężenia $H_2O_2$, przyczyniło się do ograniczenia brązowienia eksplantatów pochodzących z bulw i równocześnie do zwiększenia proliferacji kalusa oraz regeneracji pędów (Xu i in. 2009). Wzrost potencjału regeneracyjnego tych kultur jest kojarzony z wyższymi zdolnościami antyoksydacyjnymi eksplantatów traktowanych SNP, które to właściwości przejawiały się podwyższoną aktywnością dysmutazy ponadtlenkowej (SOD) i wyższym stężeniem antyoksydantów nieenzymatycznych (glutation, prolina) (Xu i in. 2009). Interesujących danych dostarczyły natomiast badania efektywności donorów NO na wzrost i regenerację w kulturach izolowanych protoplastów ogórka (Petřivalský i in. 2012). Wzbogacenie podłoża tych kultur o SNP, czy GSNO stymulowało namnażanie komórek, natomiast dodanie katalazy powodowało efekt odwrotny. Z drugiej strony, zastosowanie „wychwytywaczy" ROS i RNS indukowało tworzenie mikrokalusa. Wyniki tych badań wskazują na znaczącą, aczkolwiek zróżnicowaną rolę NO oraz RNS i ROS w regulacji procesów wzrostu i różnicowania w badanych kulturach (Petřivalský i in. 2012).

W doświadczeniach własnych badano wpływ SNP dodanego bezpośrednio do pożywki na wybrane procesy morfogenetyczne w kulturach *in vitro* dwóch odmian lnu zwyczajnego (typ olesisty, odm. Szafir; typ włóknisty, odm. Selena), wyprowadzonych z eksplantatów hypokotylowych 7-dniowych siewek. Z uwagi na fakt, że w stosunku do kultury kontrolnej (nietraktowanej), podanie SNP do pożywki nie wpływało na morfogenezę (dane nieprzedstawione), w kolejnych doświadczeniach kultury lnu były poddawane działaniu par wydzielających się z wodnego, 5 mM

roztworu SNP. W przypadku kultur odm. Selena, rosnących w obecności wyższego niż auksyny stężenia cytokininy w pożywce, stwierdzono dwukrotnie wyższą niż w warunkach kontrolnych regenerację pędów (Ryc. 3.1). Zaobserwowano także korzystny wpływ SNP na przyrost świeżej masy kultur i rozwój pędów (Ryc. 3.2). W warunkach optymalnej dawki (wariant I, 10 $cm^3$ SNP) świeża masa pojedynczego eksplantatu była o około 50% wyższa niż w warunkach kontrolnych (dane nieopublikowane).

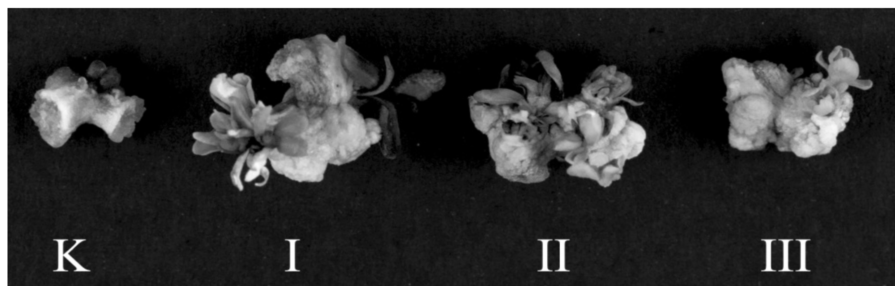



**Ryc. 3.1.** Regeneracja pędów z eksplantatów hypokotylowych w kulturach *in vitro* lnu zwyczajnego (typ włóknisty, odm. Selena) poddanych działaniu par wydzielających się z roztworu SNP (5 mM) przez 3 godziny na świetle, w szklanej, szczelnej komorze o objętości 600 $cm^3$

Opis inkubacji kultur: Kultury rosły przez 4 tygodnie na pożywce Gamborga (B5) z dodatkiem benzyloadeniny (BA, 1 mg $l^{-1}$) i kwasu 2,4-dichlorofenoksyoctowego (2,4-D, 0.05 mg $l^{-1}$) w pomieszczeniu fitotronowym w warunkach 16-godz. fotoperiodu, natężeniu promieniowania 50 μmol $m^{-2}$ $s^{-1}$ i w temperaturze 23± 2 °C/dzień i 20± 2 °C/noc. Objętość roztworu SNP w kolejnych próbach: K (kontrola) – 0 $cm^3$; I – 10 $cm^3$; II – 20 $cm^3$; III – 30 $cm^3$. Typowy wynik doświadczenia (Adamczuk i in., dane nieopublikowane)

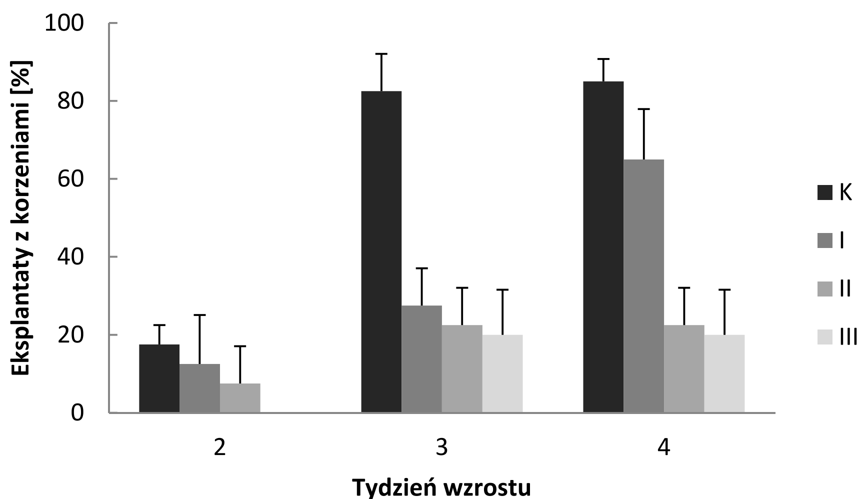
Nie odnotowano jednak żadnego wpływu tych samych dawek (stężeń) SNP na regenerację pędów w kulturach lnu odm. Szafir (dane nieprzedstawione). Zróżnicowany wpływ tego donora na kaulogenezę w obu odmianach lnu może być wynikiem odmiennej interakcji generowanego NO z cytokininami, w tym przypadku z benzyloadeniną (BA), której wysokie stężenie w pożywce warunkuje regenerację pędów. Warto dodać, że nawet w warunkach kontrolnych, eksplantaty pochodzące

z obu odmian charakteryzowały się odmiennym potencjałem regeneracyjnym, około dwukrotnie wyższym w przypadku odmiany Szafir niż Selena (dane nieprzedstawione).




**Ryc. 3.2.** Eksplantaty hypokotylowe lnu zwyczajnego (typ włóknisty, odm. Selena) z zregenerowanymi pędami, po 3 tygodniach wzrostu na pożywce Gamborga (B5), z dodatkiem benzyloadeniny (BA, 1 mg $l^{-1}$) i kwasu 2,4-dichlorofenoksyoctowego (2,4-D, 0.05 mg $l^{-1}$) w warunkach kontrolnych (K) oraz poddanych działaniu par wydzielających się z roztworu 5mM SNP w ilości: 10 $cm^3$ – I; 20 $cm^3$ – II; i 30 $cm^3$ – III (Adamczuk i in., dane nieopublikowane)

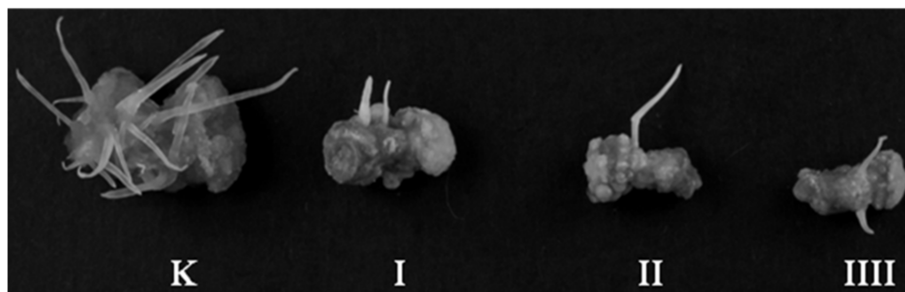
Warunki inkubacji kultur – w opisie Ryc. 3.1.




**Ryc. 3.3.** Regeneracja korzeni z eksplantatów hypokotylowych w kulturach *in vitro* lnu zwyczajnego (typ oleisty, odm. Szafir) poddanych działaniu par wydzielających się z roztworu 5mM SNP

Opis inkubacji kultur: Kultury rosły przez 4 tygodnie na pożywce Murashige i Skoog (MS) z dodatkiem kwasu naftylo-1-octowego (NAA, 1 mg $l^{-1}$) i benzyloadeniny (BA, 0.1 mg $l^{-1}$). Objętość roztworu SNP w kolejnych próbach: K (kontrola) – 0 $cm^3$; I – 10 $cm^3$; II – 20 $cm^3$; III – 30 $cm^3$ (dane nieopublikowane).

Zaobserwowano również, że kultury lnu odm. Szafir, rosnące na pożywkach, w których stężenie auksyny NAA było wyższe niż cytokininy, poddane działaniu SNP w dawkach identycznych jak w przypadku kultur pędowych (Ryc. 3.1), charakteryzowały się obniżoną, w stosunku do kontroli, regeneracją korzeni (Ryc. 3.3). Efekt ten był szczególnie widoczny w kulturach 3-tygodniowych, w których procent eksplantatów ze zregenerowanymi korzeniami był około trzykrotnie niższy niż w kontroli (Ryc. 3.3), a wytworzone korzenie były mniejsze i mniej liczne (Ryc. 3.4).




**Ryc. 3.4.** Eksplantaty hypokotylowe lnu zwyczajnego (typ oleisty, odm. Szafir) z zregenerowanymi korzeniami po 3 tygodniach wzrostu na pożywce Murashige i Skoog (MS) z dodatkiem kwasu naftylo-1-octowego (NAA, 1 mg $l^{-1}$) i benzyloadeniny (BA, 0.1 mg $l^{-1}$) w warunkach kontrolnych (K) oraz poddanych działaniu par wydzielających się z roztworu 5mM SNP w ilości: 10 $cm^3$ – I; 20 $cm^3$ – II; i 30 $cm^3$ – III (dane nieopublikowane)

Efekt taki może być związany z antagonistycznym działaniem NO w stosunku do auksyn, co zostało stwierdzone w regulacji wzrostu korzeni u *A. thaliana* (Fernandez-Marcos i in. 2011). Może to być również spowodowane zastosowaniem zbyt wysokich dawek SNP, które podobnie jak w przypadku *K. pinnata* (Abat, Deswal 2013), hamują różnicowanie. Porównanie intensywności ryzogenezy w kulturach obu odmian lnu będzie możliwe po przeprowadzeniu kolejnych doświadczeń z zastosowaniem eksplantatów, pochodzących z siewek odmiany Selena.

Regulacja przez NO morfogenezy w warunkach *in vitro* jest niewątpliwie związana z interakcją tej cząsteczki z hormonami roślinnymi, w szczególności z cytokininami i auksynami. W przedstawionych powyżej przykładach mechanizm udziału egzogennego NO w regeneracji pędów jest podobny do efektu cytokinin, które indukują kaulogenezę w kulturach *in vitro* (Amasino 2005). Zaobserwowano, iż cytokinina prowadzi do szybkiego wydzielania NO w kulturach komórkowych, co może świadczyć o udziale tej cząsteczki w szlaku transdukcji sygnałów zależnym od cytokininy (Tun i in. 2001). NO i cytokininy współdziałają w aktywacji ekspresji genów związanych z regulacją cyklu komórkowego, co prowadzi do proliferacji

komórek w kulturach tkankowych *A. thaliana* (Shen i in. 2012). Cytokininy, na drodze bezpośrednich reakcji biochemicznych, również mogą wpływać na obniżenie stężenia NO w komórkach, wykazując działanie ochronne przed stresem nitrozacyjnym (Liu i in. 2013).

Badania nad współdziałaniem auksyn i NO w regulacji indukcji i rozwoju korzeni, w większości przypadków są prowadzone w warunkach *in vivo*, przy wykorzystaniu nienaruszonych roślin lub odciętych pędów (Pagnussat i in. 2003; Hu i in. 2005; Chen i in. 2012; Bai i in. 2012). Dostępne doniesienia związane z interakcją NO i auksyn w kulturach *in vitro* dotyczą zwykle ukorzeniania zregenerowanych w tych warunkach pędów (Han i in. 2009; Kalra, Babbar 2010). Możliwe mechanizmy interakcji NO z cytokininami i auksynami zostały zasygnalizowane w podrozdziale 3.2.

Roślinne kultury *in vitro* wykorzystywane są również do badań nad udziałem NO w regulacji procesów wzrostu i rozwoju w niesprzyjających warunkach środowiska, co wiąże się głównie z ochronną funkcją tej cząsteczki przed działaniem ROS i stresem oksydacyjnym. Badania z zastosowaniem SNP w kulturach *Cymbidium* (rośliny z rodziny storczykowatych Orchidaceae), rosnących w warunkach deficytu magnezu wskazują na interakcje NO z glutationem (GSH), w wyniku czego obniża się stężenie toksycznego $H_2O_2$, a to z kolei sprzyja regeneracji (Guha, Rao 2012). Natomiast w kulturach komórkowych topoli (*Populus euphratica*), w których pod wpływem zasolenia obserwowano szybką syntezę NO i $H_2O_2$, stwierdzono podwyższoną aktywność wielu enzymów antyoksydacyjnych i odporność tych kultur na stres (Sun i in. 2010). Ochronne działanie NO, polegające głównie na obniżaniu stężenia ROS, obserwowano w kulturach kalusa dwóch, różniących się wrażliwością na wysoką temperaturę, ekotypów trzciny pospolitej (*Phragmites communis* Trin.) (Song i in. 2008). Wykazano, że NO nie tylko skutecznie chroni komórki kalusa przed stresem oksydacyjnym powstającym w warunkach działania wysokiej temperatury, lecz również pośredniczy w nabywaniu, indukowanej przez ABA, odporności (tolerancji) kultur na działanie wysokich temperatur (Song i in. 2008). W kulturach kalusowych miłorzębu (*Ginkgo biloba* L.) poddanych działaniu promieniowania UV-B, NO uczestniczy – w zależnej od UV-B-, aktywacji amoniakoliazy fenyloalaninowej (PAL) oraz syntezie flawonoidów, co również prowadzi do podwyższenia odporności kultur na stres (Hao i in. 2009).

Użycie zewnątrzkomórkowych donorów NO, takich jak: SNP, SNAP, GSNO, S-nitrozocysteina, różniących się ilością i intensywnością wydzielanego gazu oraz „wymiataczy" NO, w doświadczeniach prowadzonych w warunkach *in vitro* z pewnością przyczyni się do weryfikacji oraz pogłębienia dotychczasowego stanu wiedzy na temat roli tej cząsteczki w regulacji procesów rozwojowych w roślinach.

## Literatura

Abat J. K., Deswal R. 2013. Nitric oxide modulates the expression of proteins and promotes epiphyllous bud differentiation in *Kalanchoe pinnata*. J. Plant Growth Regul., 32:92-101.

Airaki M., Leterrier M., Mateos R. M., Valderrama R., Chaki M., Barroso J. B., del Rio L. A.,

Palma J. M., Corpas F. J. 2012. Metabolism of reactive oxygen species and reactive nitrogen species in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under low temperature stress. Plant Cell Environ., 35: 281-295.

Amasino R. 2005. 1955. Kinetin arrives. The $50^{th}$ anniversary of a new plant hormone. Plant Physiol., 138: 1177-1184.

Bai X., Todd C. D., Desikan R., Yang Y., Hu X. 2012. N-3-oxodecanoyl-l-homoserine-lactone activates auxin-induced adventitious root formation via hydrogen peroxide- and nitric oxide dependent cyclic GMP signaling in mung bean. Plant Physiol., 158: 725-736.

Beligni M. V., Lamattina L. 2000. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyls elongation, three light-inductible responses in plants. Planta, 210: 215-221.

Chen Y. H., Chao Y. Y., Hsu Y. Y., Hong C. Y., Kao C. H. 2012. Heme oxygenase is involved in nitric oxide- and auxin-induced lateral root formation in rice. Plant Cell Rep., 31: 1085-1091.

Corpas F. J., Leterrier M., Valderrama R., Airaki M., Chaki M., Palma J. M., Barroso J. B. 2011. Nitric oxide provokes nitrosative response in plants under abiotic stress. Plant Sci., 181: 604-611.

Corpas J. F., Barroso J. B. 2013. Nitro-oxidative stress vs oxidative or nitrosative stress in higher plants. New Phytol., 199: 633-635.

Fan Q., Liu J. 2012. Nitric oxide is involved in dehydration/drought tolerance in *Poncirus trifoliata* seedlings through regulation of antioxidant systems and stomatal response. Plant Cell Rep., 31: 145-154.

Fernandez-Marcos M., Sanz L., Lewis D. R., Munday G. K., Lorenzo O. 2011. Nitric oxide causes root apical meristem detects and growth inhibition while reducing PIN-FORMED1 (PIN1)-dependent acropetal auxin transport. PNAS, 108: 18506-18511.

Frohlich A., Durner J. 2011. The hunt for plant nitric oxide synthase (NOS): is one really needed? Plant Sci., 181: 401-404.

Gabaldon C., Ros L. V. G., Pedreno M. A., Barcelo A. R. 2005. Nitric oxide production by the differentiating xylem of *Zinnia elegans*. New Phytol., 165: 121-130.

Garcia-Mata C., Lamattina L. 2007. Abscisic acid (ABA) inhibits light induced stomatal opening through calcium- and nitric oxide-mediated signaling pathways. Nitric Oxide, 17: 143-151.

Gill S. S., Hasanuzzaman M., Nahar K., Macovei A., Tuteja N. 2013. Importance of nitric oxide in cadmium stress tolerance in crop plants. Plant Physiol. Bioch., 63: 254-261.

Gniazdowska A., Bogatek R. 2007. Regulacyjna rola tlenku azotu w kiełkowaniu nasion. Post. Biol. Kom., 34: 431-443.

Gniazdowska A., Krasuska U., Bogatek R. 2010. Dormancy removal in apple embryos by nitric oxide or cyanide involves modifications in ethylene biosynthetic pathway. Planta, 232: 1397-1407.

Gniazdowska A., Krasuska U., Czajkowska K., Wierzbicki M., Bogatek R. 2009. Tlenek azotu i hemoglobiny roślinne. Post. Biol. Kom., 36: 233-250.

Grzegorzewska W., Jaworski K., Szmidt-Jaworska A. 2009. Rola tlenku azotu w odpowiedzi roślin na stres abiotyczny. Post. Biol. Kom., 4: 663-678.

Guha S., Rao I. U. 2012. Nitric oxide promoted rhizome induction in *Cymbidium* shoot buds under magnesium deficiency. Biol. Plant., 56: 227-236.

Gupta K. J., Fernie A. R., Kaiser W. M., van Dongen J. T. 2011. On the origins of nitric oxide. Trends Plant Sci., 16: 160-168.

Han X., Yang H., Duan K., Zhang X., Zhao H., You S., Jiang Q. 2009. Sodium nitroprusside promotes multiplication and regeneration of *Malus hupehensis in vitro* plantlets. Plant Cell Tiss. Organ Cult., 97: 175-185.

Hao G., Du X., Zhao F., Shi R., Wang J. 2009. Role of nitric oxide in UV-B-induced activation of PAL and stimulation of flavanolid biosynthesis in *Ginkgo biloba* callus. Plant Cell Tiss. Organ Cult., 97: 175-185.

Hebelstrup K. H., Shah J. K., Igamberdiev A. U. 2013. The role of nitric oxide and hemoglobin in plant development and morphogenesis. Physiol. Plant., 148: 457-469.

Hu X. Y., Neill S. J., Tang Z.C., Cai W. M. 2005. Nitric oxide mediates gravitropic bending in soybean roots. Plant Physiol., 137: 663-670.

Kalra C., Babbar S. B. 2010. Nitric oxide promotes *in vitro* organogenesis in *Linum usitatissimum* L. Plant Cell Tiss. Organ Cult., 103: 353-359.

Kalra C., Babbar S. B. 2012. Stimulatory and period-specific effect of nitric oxide on *in vitro* caulogenesis in *Albizzia lebbeck* (L.) Benth. Acta Physiol. Plant., 34: 387-392.

Kopyra M., Gwóźdź E. A. 2003. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. Plant Physiol. Biochem., 41: 1011-1017.

Lanteri M. L., Laxalt A. M., Lamattina L. 2008. Nitric oxide triggers phosphatidic acid accumulation via phospholipase D during auxi-induced adventitious root formation in cucumber. Plant Physiol., 147: 188-198.

Leshem Y. Y., Haramaty E. 1996. The characterization and contrasting effects of the nitric oxide free radical in vegetative stress and senescence of *Pisum sativum* Linn. foliage. J. Plant Physiol., 148: 258-263.

Leterrier M., Barroso J. B., Valderrama R., Palma J. M., Corpas F. J. 2012. NADP – dependent isocitrate dehydrogenase from *Arabidopsis* roots contributes in the mechanism of defence against the nitro-oxidative stress induced by salinity. Sci. World J., 2012: 694-740.

Li W., Liu X., Khan M. A., Kamiya Y., Yamaguchi S. 2005. Hormonal and environmental regulation of seed germination in flixweed (*Descurainia sophia*). Plant Growth Regul., 45: 199-207.

Liu X., Deng Z., Cheng H., He X., Song S. 2011. Nitrite, sodium nitroprusside, potassium ferricyanide and hydrogen peroxide release dormancy of *Amaranthus retroflexus* seeds in a nitric oxide-dependent manner. Plant Growth Regul., 64: 155-161.

Liu W., Kong D., Gu X., Gao H., Wang J., Xia M., Gao Q., Tian L., Xu Z., Bao F., Hu Y., Ye N., Pei Z., He Y. 2013. Cytokinins can act as suppressors of nitric oxide in *Arabidopsis*. PNAS, 110: 1548-1553.

Mur L. A. J., Mandon J., Presijn S., Cristescu S. M., Moshkov I. E., Novikova G. V., Hall M. A., Harren F. J. M., Hebelstrup K. H., Gupta K. J. 2013. Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge. AoB Plants, doi. 10.1093/aobpla/pls052.

Neill S. J., Desikan R., Hancock J. T. 2003. Nitric oxide signaling in plants. New Phytol., 159: 11-35.

Pagnussat G. C., Lanteri M. L., Lamattina L. 2003. Nitric Oxide and cyclic GMP are messengers in the indole acetic acid-induced adventitious rooting process. Plant Physiol., 132: 1241–1248.

Pagnussat G. C., Lanteri M. L., Lombardo M. C., Lamattina L. 2004. Nitric oxide mediates the indole acetic acid induction activation of a mitogen-activated protein kinase cascade involved in adventitious root development. Plant Physiol., 135: 279-286.

Petřivalský M., Vaníčková P., Ryzí M., Navrátilová B., Piterková J., Sedlářová M., Luhová L. 2012. The effects of reactive nitrogen and oxygen species on the regeneration and growth of cucumber cells from isolated protoplasts. Plant Cell Tiss. Organ Cult., 108: 237-249.

Pietrowska E., Małolepsza U. 2013. Modyfikacje białek komórki roślinnej wywołane działaniem reaktywnych form tlenu (RFT) i azotu (RFA) i ich rola w reakcjach obronnych roślin. Post. Biol. Kom., 40: 161-177.

Shen Q., Wang Y. T., Tian H., Guo F. Q. 2012. Nitric oxide-mediates cytokinin functions in cell proliferation and meristem maintenance in *Arabidopsis*. Mol. Plant., doi: 10.10.93 /mp/sss148.

Signorelli S., Corpas F. J., Omar Borsani O., Barroso J. B., Monza J. 2013. Water stress induces a differential and spatially distributed nitro-oxidative stress response in roots and leaves of *Lotus japonicus*. Plant Sci., 201-202: 137-146.

Simontacchi M., Garcia-Mata C., Bartoli C. G., Santa-Maria G. E., Lamattina L. 2013. Nitric oxide as a key component in hormone-regulated processes. Plant Cell Rep., 32: 853-866.

Song L., Ding W., Shen J., Zhang Z., Bi Y., Zhang L. 2008. Nitric oxide mediates abscisic acid induced thermotolerance in the calluses from two ecotypes of reed under heat stress. Plant Sci., 175: 826-832.

Sun J., Li L., Liu M., Wamng M., Ding M., Deg S., Lu C., Zhou X., Zheng X., Chen S. 2010. Hydrogen peroxide and nitric oxide mediate $K^+/Na^+$ homeostasis and antioxidant defense in NaCl-stressed callus cells of two contrasting poplars. Plant Cell Tiss. Org. Cult., 103: 205-215.

Tun N. N., Holk A., Scherer F. E. 2001. Rapid increase of NO in plant cell cultures induced by cytokinin. FEBS Letters, 509: 174-176.

Uchida A., Jagendorf A. T., Hibino T., Takabe T. 2002. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. Plant Sci., 163: 515-523.

Xu J., Yin H., Wang W., Mi Q., Liu X. 2009. Effects of sodium nitroprusside on callus induction and shoot regeneration in micropropagated *Dioscorea opposita*. Plant Growth Regul., 59: 279-285.

Yadav S., David A., Bhatla S. C. 2011. Nitric oxide accumulation and actin distribution during auxin-induced adventitious root development in sunflower. Sci. Hort., 129: 159-166.

Yemetes A. I., Krsylenko Y. A., Lytvyn D. I., Sheremet Y. A., Blume Y. B. 2011. Nitric oxide signaling *via* cytoskeleton in plants. Plant Sci., 181: 545-554.

Zhang H., Li Y. H., Hu L. Y., Wang S. H., Zhang F. Q., Hu K. D. 2008. Effects of exogenous nitric oxide donor on antioxidant metabolism in wheat leaves under aluminum stress. Russ. J. Plant Physiol., 55: 469-474.

Zhang Y. Y., Wang I. I., Liu Y. J., Zhang Q., Wei Q. P., Zhang W. H. 2006. Nitric oxide enhances salt tolerance in mize seedlings through increasing activities of proton-pump and $Na^+/H^+$ antiport in the tonoplast. Planta, 224: 545-555.

# 4 Rola brassinosteroidów w odpowiedzi roślin na stres abiotyczny

Andrzej **Bajguz** / Martyna **Pietrasz** / Alicja **Piotrowska-Niczyporuk**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii, Zakład Biochemii Roślin i Toksykologii

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: abajguz@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Brassinosteroidy stanowią szeroko rozpowszechnioną grupę steroidowych hormonów roślinnych. Występują w niskich stężeniach, a ich zawartość zależy od gatunku, tkanki oraz stadium rozwojowego rośliny. Obecność tych fitohormonów wykazano u glonów, mszaków, paprotników, roślin nagozalążkowych oraz okrytozalążkowych. Najbogatszym źródłem brassinosteroidów są ziarna pyłku oraz niedojrzałe nasiona. W pędach i liściach notuje się ich niższą zawartość. Występowanie brassinosteroidów wykazano także w korzeniach niektórych roślin.

Brassinosteroidy wykazują wysoką aktywność biologiczną, wpływając na metabolizm, wzrost i rozwój roślin. Hormonom tym przypisuje się działania ochronne u roślin narażonych na stres biotyczny (patogeny wirusowe, bakteryjne, grzybowe) i abiotyczny (stres termiczny, wodny, solny i oksydacyjny, niedobór tlenu, metale ciężkie). W warunkach niskich temperatur (0-3°C) podnoszą odporność roślin na ochłodzenie oraz zwiększają przeżywalność roślin poddanych działaniu wysokich temperatur, stymulując syntezę białek szoku termicznego. Brassinosteroidy przyczyniają się do wzrostu masy korzeniowej i zwiększenia zawartości sacharozy. Stymulują aktywność syntetazy sacharozy pod wpływem stresu wodnego. W przypadku stresu solnego, hormony te przyspieszają kiełkowanie i rozwój nasion, hamują degradację barwników fotosyntetycznych oraz obniżają przepuszczalność błon plazmatycznych dla jonów sodowych. W warunkach stresu oksydacyjnego brassinosteroidy powodują wzrost aktywności antyoksydantów enzymatycznych oraz zawartości kwasu askorbinowego i karotenoidów. Brassinosteroidy ograniczają także akumulację metali ciężkich przez rośliny, wzmagają produkcję fitochelatyn.

**Słowa kluczowe**: aktywność biologiczna, hormony roślinne, metale ciężkie, stres solny, stres termiczny

## **4.1.** Wstęp

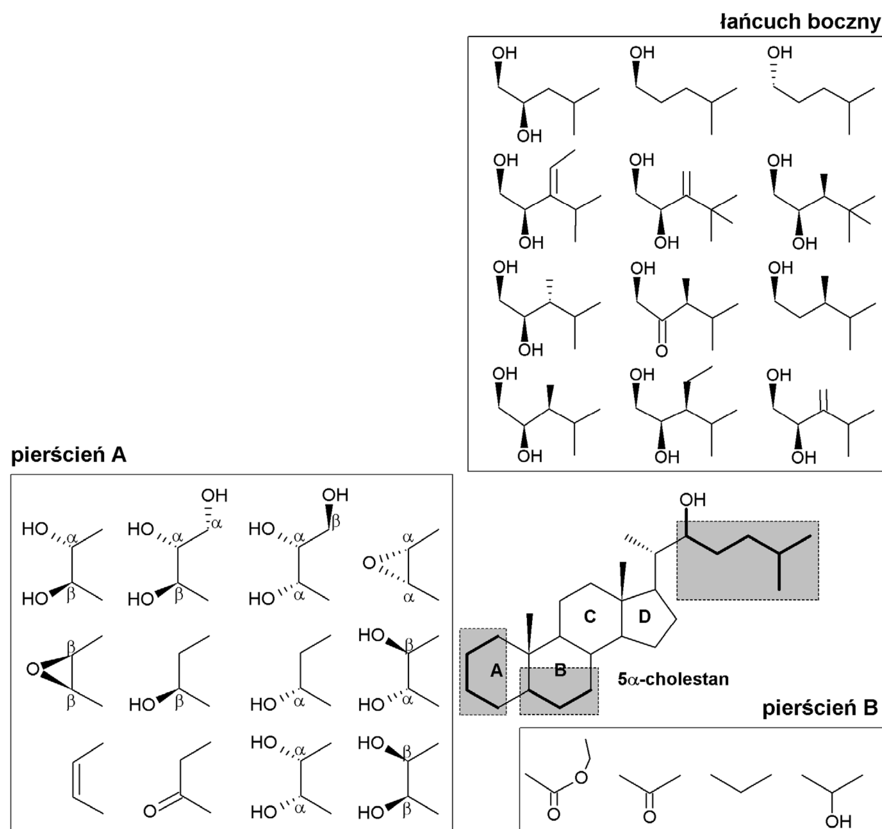
Brassinosteroidy (BR) są hormonami steroidowymi występującymi w roślinach. Pierwszym zidentyfikowanym związkiem z tej grupy fitohormonów był brassinolid (BL), który w 1979 roku został wyizolowany z pyłku rzepaku (*Brassica napus*). Obecnie znanych jest ponad 70 brassinosteroidów (Bajguz 2007b). Wykazują one aktywność fizjologiczną w stężeniach ok. 1000 razy mniejszych niż inne dotychczas poznane hormony roślinne. BR mogą regulować szereg procesów fizjologicznych, takich jak: embriogeneza i kiełkowanie nasion, podziały i wydłużanie komórek, rozwój pylników, kiełkowanie mikrospor oraz wzrost łagiewki pyłkowej, różnicowanie elementów trachealnych, polaryzacja błon komórkowych oraz starzenie i obumieranie liści (Bajguz 2007a). BR przypisuje się również działania ochronne u roślin narażonych na stres biotyczny (patogeny wirusowe, bakteryjne, grzybowe) i abiotyczny (stres termiczny, wodny, solny i oksydacyjny, niedotlenienie, działanie metali ciężkich) (Bajguz, Hayat 2009).

## **4.2.** Budowa i występowanie brassinosteroidów

Brassinosteroidy (BR) stanowią szeroko rozpowszechnioną w świecie roślin grupę steroidowych hormonów roślinnych. Ich strukturę stanowi wielopierścieniowy szkielet węglowy 5α-cholestanu (Ryc. 4.1). Zróżnicowanie BR wynika z rodzaju i pozycji grup funkcyjnych w obrębie pierścieni cyklicznych A i B oraz łańcucha bocznego. W pierścieniu A zwykle występują dwie sąsiadujące ze sobą grupy hydroksylowe w pozycjach C-2α i C-3α oraz w łańcuchu bocznym w pozycjach C-22 i C-23 (Bajguz 2007). Ponadto występują BR, które zamiast dwóch grup hydroksylowych w pierścieniu A, mają jedną grupę w pozycji C-3 lub grupę ketonową lub grupę epoksydową przy węglach C-2 i C-3 (np. sekasteron). Wyizolowano także dwa związki, które posiadają dodatkową grupę hydroksylową w pozycji C-1α lub C-1β, tj. 3-epi-1α-hydroksykastasteron (3-epi-1α-OH-CS) oraz 1β-hydroksykastasteron (1β-OH-CS). Spotykane są również BR, u których w pierścieniu A lub B występuje wiązanie podwójne (Bajguz, Tretyn 2003b). Ze względu na strukturę chemiczną pierścienia B, brassinosteroidy dzieli się na cztery typy:

1) 7-oksalakton, do którego zalicza się 12 związków zawierających tlen w pierścieniu B i który z grupą ketonową tworzy formę laktonową;
2) 6-keton (6-okso) stanowiący grupę 34 BR zawierających okso grupę w położeniu C-6;

3) 6-deokso (21 związków, których pierścień B pozbawiony jest atomu tlenu);
4) typ 6-hydroksy reprezentowany jest, jak dotąd, przez jeden związek z grupą hydroksylową w pozycji C-6α (6α-hydroksykastasteron) (Bajguz, Tretyn 2003b; Bajguz 2007).

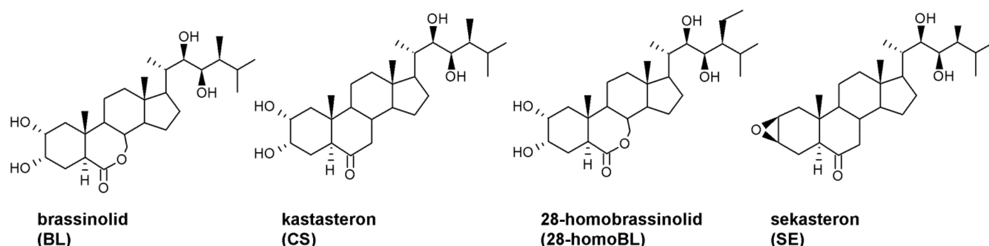



**Ryc. 4.1.** Zróżnicowanie w budowie chemicznej brassinosteroidów

Źródło: opracowano na podstawie: Bajguz A, Tretyn A. 2003a. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. Phytochemistry, 62: 1027-1046.

Pod względem budowy łańcucha bocznego, wyróżnia się trzy grupy: $C_{27}$, $C_{28}$ i $C_{29}$. BR typu $C_{27}$ bez podstawnika alkilowego w pozycji C-24 są pochodnymi cholesterolu. Związki zaliczane do typu $C_{28}$, mające α-metylowe, β-metylowe lub metylowe w pozycji C-24 – są pochodnymi odpowiednio: kampesterolu, dihydrobrassikasterolu bądź 24-metylenocholesterolu. Formy $C_{29}$, mające w tej pozycji grupy α-etylowe lub etylidenowe, są pochodnymi odpowiednio: fitosterolu lub izofukosterolu. Związki należące do tej grupy, mające podstawnik metylenowy w pozycji C-24

i dodatkową grupę metylową w pozycji C-25, są pochodnymi 24-metyleno-25-metylocholesterolu. Poza wolnymi formami, występują także koniugaty glukozowe i acylowe. Wybrane wzory strukturalne wolnej formy BR przedstawione zostały na rycinie 4.2. (Bajguz, Tretyn 2003a, b).




**Ryc. 4.2.** Wybrane wzory strukturalne formy wolnej brassinosteroidów

Źródło: opracowano na podstawie: Bajguz A, Tretyn A. 2003a. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. Phytochemistry, 62: 1027-1046.

Brassinosteroidy występują u roślin w niskich stężeniach, zależnie od gatunku, tkanki oraz stadium rozwojowego rośliny. Obecność tych fitohormonów wykazano u przedstawicieli zielenic (*Hydrodictyon reticulatum, Chlorella vulgaris*), mszaków *(Marchantia polymorpha*), paprotników (*Equisetum arvense*), a także u trzech rodzin należących do nagozalążkowych. Wśród roślin okrytozalążkowych obecność BR wykryto u szesnastu rodzin roślin dwuliściennych oraz pięciu rodzin jednoliściennych. BR występują w następujących częściach roślin: korzenie, pędy, liście, pyłek kwiatowy, pylniki i nasiona. Najbogatszym źródłem brassinosteroidów są ziarna pyłku oraz niedojrzałe nasiona, w których związki te występują w zakresie stężeń od 1 do 100 ng/g świeżej masy. Z kolei w pędach i liściach notuje się niższą zawartość, w granicach 0,001-0,1 ng/g świeżej masy. Zasobne w BR okazały się także galasy kasztana japońskiego (*Castanea crenata*) czy *Distylium racemosum* (Bajguz 2007a; 2009).

## **4.3.** Aktywność fizjologiczna brassinosteroidów

Brassinosteroidy, ze względu na swą wysoką aktywność biologiczną, są ważnymi regulatorami wielu procesów zachodzących w roślinach. BR mogą uczestniczyć w procesach transkrypcji i translacji. Różnorodne inhibitory biosyntezy RNA i białek oraz inhibitory działania BR powodują osłabienie lub zahamowanie aktyw-

ności tych procesów. BR współzawodniczą z inhibitorami, blokując ich działanie poprzez zwiększenie aktywności polimerazy RNA i DNA w epikotylu fasoli złotej (*Vigna radiata*), co objawia się zwiększoną zawartością kwasów nukleinowych i białek (Bajguz, Tretyn 2003).

Od strony fizjologicznej, najlepiej poznanym efektem działania BR jest ich stymulujący wpływ na wzrost różnych organów roślinnych, jak np. ukierunkowane wydłużanie komórek. Analizy mikroskopowe przekrojów podłużnych liścieni i hipokotyli mutantów *Arabidopsis thaliana* charakteryzujących się defektami w metabolizmie BR wykazały, że ograniczony wzrost siewek spowodowany jest redukcją wzrostu wydłużeniowego komórek, co wskazuje na kluczową rolę BR w tym procesie. Wykazano, że fitohormony te mogą stymulować ekspresję genów kodujących enzymy związane z rozbudową ściany komórkowej, takie jak: endotransglukozylazy ksyloglukanu (XET) oraz ekspansyny (Bajguz, Tretyn 2003b; Lisso i in. 2005). BR stymulują eksport protonów do apoplastu, a inhibitor transbłonowej ATPazy hamuje indukowane przez BR wydłużanie komórek. BR regulują także aktywność enzymów regulujących zawartość pektyn i białek strukturalnych ścian komórkowych: proteoglikanów i ekstensyn. Potraktowanie BR mutantów *A. thaliana*, charakteryzujących się zaburzeniami w syntezie BR i anormalną orientacją mikrotubul korowych, przywraca ich normalną orientację. Stwierdzono, że korzenie siewek ryżu, traktowane BR, wykazują wzrost zawartości tubulin, co świadczy o roli BR w procesie rearanżacji mikrotubul oraz wydłużaniu komórek. Ponadto, wykazano stymulujący wpływ omawianych fitohormonów na ekspresję wielu genów kodujących podjednostki syntetazy celulozowej (Lisso i in. 2005).

Brassinosteroidy aktywują również proces proliferacji komórek, stymulując ekspresję genu CycD3 kodującego cyklinę typu D3 odpowiedzialną za przejście komórki z fazy $G_1$ do S. Wykazano, że po potraktowaniu BR mutanta *det2 A. thaliana*, wykazującego defekt w procesie syntezy BR, następuje indukcja czynnika białkowego CycD3. Dowodzi to o stymulującym wpływie BR na proces cytokinezy (Fu i in. 2008). Wykazano, że w komórkach tytoniu poddanych działaniu BR, znacząco wzrasta indeks mitotyczny oraz akumulacja transkryptów genów kodujących histony H1A, H3 i H4, które są dobrymi wskaźnikami intensywności przebiegu podziałów komórkowych (Miyazawa i in. 2003).

Poza wpływem na podziały i wzrost komórek roślinnych, BR mogą także kontrolować proces ksylogenezy. Stwierdzono, że unikonazol, będący inhibitorem syntezy BR, hamuje ekspresję genów biorących udział w trzecim etapie różnicowania komórek drewna. Efekt ten jest znoszony po podaniu BR. Fakt ten sugeruje, iż endogenne BR mogą inicjować ostatni etap ksylogenezy, a zwiększone stężenie BR w drugiej fazie tego procesu prowadzi do stymulacji ekspresji genów zaangażowa-

nych w przebieg trzeciej fazy różnicowania komórek. Poza regulacją procesu różnicowania ksylemu, BR mogą także kontrolować rozmieszczenie pasm elementów trachealnych w obrębie organu. W genomie *A. thaliana* zidentyfikowano geny, które kodują polipeptydy o dużym poziomie podobieństwa do receptora BRI1. Dwa z polipeptydów kodowanych przez te geny: BRL1 i BRL3 – z dużym powinowactwem wiążą cząsteczki BR. Mutacje prowadzące do utraty funkcji przez BRL1 i BRL3 wywołują zakłócenia w tworzeniu wiązek przewodzących, zwiększając udział floemu kosztem ksylemu (Bajguz, Tretyn 2003b; Dettmer i in. 2009).

Wykazano, że dodanie 24-epibrassinolidu (24-epiBL) do podłoża przyspiesza rozpoczęcie reakcji grawitropicznej korzeni grochu zwyczajnego (Amzallag, Vaisman 2006). Badania prowadzone na siewkach ryżu ukazują, że BR inicjują rozwój korzeni bocznych, jednocześnie hamując wzrost wydłużeniowy korzenia głównego (Nakamura i in. 2006).

Transport wody przez błony komórkowe roślin odbywa się za pomocą białkowych kanałów zwanych akwaporynami. Analiza wydajności akwaporyn dzikiego typu *A. thaliana* syntetyzującego BR i dwóch mutantów *cpd* i *bri1* wykazuje, że protoplasty z hypokotyla mutantów odznaczają się znacznie mniejszą przepustowością dla wody niż typu dzikiego. Podanie brassinolidu (BL) daje efekt pozytywny, ale tylko w przypadku mutanta *cpd*. W przypadku siewek rzodkiewki (*Raphanus sativus*) nie zauważono zmian w poziomie mRNA i białkowych akwaporyn. Dane takie sugerują, że BR prawdopodobnie wpływają na aktywność akwaporyn, ale nie na poziom transkrypcji (Netto-Pereira 2011).

Efekt oddziaływania BR na proces fotosyntezy jest zróżnicowany w zależności od gatunku rośliny, stadium rozwoju, w którym podano hormony oraz zastosowanego stężenia (Hola 2011). Generalnie, BR znacząco zwiększają przepustowość aparatów szparkowych i transpirację. W roślinach potraktowanych BR stwierdza się przeciętnie 2-krotnie większą zawartość chlorofilu *a* i *b*, cukrów nieredukujących i redukujących oraz skrobi. Przypuszczalnie BR mają stymulujący wpływ na zwiększenie się powierzchni liści oraz asymilację $CO_2$ w cyklu Calvina-Bensona, co przypisuje się wzmożonej aktywności enzymu Rubisco. Mutanty *A. thaliana* z zakłóceniami biosyntezy BR charakteryzują się zaburzeniami w metabolizmie węglowodanów i obniżoną produkcją biomasy (Bajguz, Tretyn 2003; Hola 2011).

Dotychczas niewiele wiadomo o udziale BR w procesie zakwitania roślin. Mutanty *A. thaliana det2*, z zaburzeniami biosyntezy BR, wykazują opóźnienie zakwitania o 10 dni w porównaniu z typem dzikim. Okazało się, że poziom endogennych BR był o 10% niższy niż u typu dzikiego, co może sugerować, że stężenie endogennych BR ma wpływ na czas zakwitania (Hola 2011). Traktowanie ogórka BR powoduje przyspieszenie pojawienia się kwiatów żeńskich oraz zwiększenie całkowitej

liczby kwiatów żeńskich. Wykazano także, że BR sprzyjają przyswajaniu i akumulacji węglowodanów w wiechach i mogą promować dojrzewanie, poprzez regulowanie ilości hormonów endogennych, takich jak auksyny, kwas abscysynowy, etylen – nie tylko w naturalnych warunkach, ale również w niskich temperaturach. Z drugiej strony, badania prowadzone na roślinach dnia krótkiego *Pharbitis zera Chois cv. Violet* pokazują, że egzogenne zastosowanie BL i kastasteronu (CS) hamuje kwitnienie roślin. Obserwuje się zmniejszenie liczby kwiatów w stosunku do roślin kontrolnych, co zależy od zastosowanego stężenia hormonów oraz długości trwania okresu ciemności. W przypadku roślin indukowanych długim okresem ciemności BR całkowicie hamują kwitnienie. Sugeruje się, że BR mogą działać podobnie jak auksyny, ponieważ są to sprawdzone egzogenne inhibitory kwitnienia roślin dnia krótkiego (Gomes 2011).

Pod wpływem BL zwiększa się zawartość cukrów w owocach. Traktowanie kwitnących drzew liczi (*Litchi chinensis cv. nuomoci*) roztworem BL powoduje wzrost aktywności metyloesterazy pektyn i poligalakturonazy, zawartości wapnia i hamowanie aktywności celulazy, co objawia się mniejszą ilością popękanych owoców (Gomes 2011).

## **4.4.** Brassinosteroidy a odpowiedź roślin na stres abiotyczny

Brassinosteroidy poprzez oddziaływanie na wzrost, rozwój i metabolizm roślin, mogą także uczestniczyć w reakcjach odpowiedzi roślin na działanie czynników stresowych (Bajguz, Hayat 2009).

U roślin znajdujących się pod wpływem działania stresu solnego obserwuje się spadek wartości wszystkich parametrów wzrostu w porównaniu do kontroli. Notuje się zahamowanie podziałów komórkowych, a w efekcie kiełkowania, zahamowanie syntezy DNA, RNA oraz białek rozpuszczalnych, spadek stabilności błon plazmatycznych, obniżenie wydajności reakcji fotochemicznych fotosyntezy, obniżenie zawartości wody, chlorofilu, węglowodanów i aktywności reduktazy azotanowej (Dalio i in. 2011; Talaat, Shawky 2012). Badania prowadzone na nasionach ryżu poddanych działaniu stresu solnego wykazały, że egzogenne podanie 24-epiBL indukuje kiełkowanie nasion (Anuradha, Rao 2001). Podobne efekty otrzymano w przypadku nasion *Brassica napus* (Kagale i in. 2007) i *Cucumis sativus* (Wang i in. 2011). Dodatkowo, w liściach i korzeniach truskawki (*Fragaria ananasa*) poddanych działaniu stresu solnego, a następnie 24-epiBL, odnotowano wzrost zawartości wody, mikro- i makroelementów, ale jednocześnie znaczny spadek zawartości

jonów $Na^+$ i $Cl^-$ (Karlidag i in. 2011; Ding i in. 2012). W przypadku siewek ryżu (*Oryza sativa*) zaobserwowano także znaczny wzrost zawartości kwasów nukleinowych i białek rozpuszczalnych (Anuradha, Rao 2001). Badania wykazały także, że rośliny rosnące w warunkach stresu solnego, poddane działaniu BR, charakteryzują się wyższymi wartościami świeżej i suchej masy roślin, powierzchni liści, wyższą zawartością wody w tkankach części nadziemnych i korzeni, większym stężeniem cukrów i barwników fotosyntetycznych, zwiększoną wydajnością fotosyntezy oraz wyższą aktywnością enzymów antyoksydacyjnych i reduktazy azotanowej niż rośliny kontrolne (Andruha, Rao 2003; Dalio i in. 2011; Hayat i in. 2012).

Siewki ogórka (*Cucumis sativus*), rosnące na pożywce ubogiej w tlen z dodatkiem 24-epiBL, odznaczają się intensywnym wzrostem pędów i korzeni, wyższym natężeniem fotosyntezy netto ($P_n$), większym stężeniem fruktozy, sacharozy i ogólnie cukrów rozpuszczalnych w komórkach korzenia w porównaniu do roślin, których pożywka z deficytem tlenu nie była wzbogacona hormonem. Zaobserwowano także, że po podaniu fitohormonu w komórkach korzenia wzrasta aktywność dehydrogenazy alkoholowej, natomiast spada dehydrogenazy mleczanowej. Takie wyniki mogą sugerować, że BR stymulują przemieszczanie asymilatów do komórek korzeni, fermentację alkoholową oraz utrzymanie pH cytozolu. Co ciekawe, 24-epiBL nie wywiera znaczącego wpływu na analizowane parametry u roślin z pożywki z optymalną zawartością tlenu (Kang i in. 2009).

BR mogą oddziaływać na rośliny przystosowane do życia w różnorodnych, często ekstremalnych warunkach środowiska. Pod wpływem stresu wodnego, hamujące działanie BR na wzrost systemu korzeniowego, zachodzące w normalnych warunkach środowiskowych, jest niwelowane (Bajguz, Tretyn 2003). Widoczne zmiany morfologiczne w odpowiedzi roślin na stres suszy, takie jak: więdnięcie liści, redukcja wzrostu czy całkowite wyschnięcie sadzonek *A. thaliana* i *B. napus* zostały znacznie zmniejszone po potraktowaniu roślin 24-epiBL (Kagale i in. 2007). Z badań przeprowadzonych na liściach pomidora *(Licopersicon esculentum*) (Behnamnia i in. 2009) wynika, że 24-epiBL obniża zawartość dialdehydu malonowego, który jest wskaźnikiem peroksydacji lipidów oraz zawartość nadtlenku wodoru. Zaobserwowano także wzrost stężenia enzymów antyoksydacyjnych: peroksydazy askorbinianowej (APX), katalazy (CAT), dysmutazy ponadtlenkowej (SOD) oraz nieenzymatycznych związków antyoksydacyjnych: askorbinianu i karotenoidów oraz proliny (Behnamnia i in, 2009), a u siewek *Chorispora bungeana* dodatkowo odnotowano wzrost zawartości wody i chlorofilu (Li i in. 2012). Podobne efekty wywiera zastosowanie 28-homoBL na siewki *B. juncea* rosnące w warunkach suszy (Fariduddin i in. 2009). Jednocześnie nie stwierdzono wzrostu zawartości kastasteronu, czynnego biologicznie BR, w tkankach roślin w trakcie suszy. Dane takie

mogą sugerować, że reakcje roślin podczas stresu wodnego nie są regulowane przez endogenne BR (Jager i in. 2008).

Narażenie roślin na wysokie temperatury powoduje zahamowanie wzrostu korzeni, pędów, spadek świeżej i suchej masy roślin oraz zawartości wody w tkankach. Potraktowanie roztworem 28-homobrassinolidu (28-homoBL) siewek *Vigna radiata* rosnących w wysokiej temperaturze powoduje znaczący wzrost wszystkich tych parametrów. Odnotowano także wzrost zawartości i wzmożoną aktywność enzymów antyoksydacyjnych, takich jak: peroksydaza askorbinianowa (APX), katalaza (CAT), dysmutaza ponadtlenkowa (SOD) i reduktaza glutationowa (GR) oraz większe stężenie proliny (Hayat i in. 2010). Traktowanie siewek pomidora (*Licopersicon esculentum*) rosnących w wysokiej temperaturze (45°C) roztworem BR, zwiększa przeżywalność sadzonek oraz zapobiega nekrozie i chlorozie liści, które obserwuje się u roślin kontrolnych (Mazorra i in. 2011). W sadzonkach jęczmienia (*Hordeum vulgare*) dodatkowo odnotowano wzrost wydajności fotochemicznej fotosystemu II (PSII) (Janeczko i in. 2011). Badania ekspresji białek szoku termicznego (HSP) w siewkach *B. napus* poddanych działaniu wysokiej temperatury wykazują większe stężenie białek należących do grup HSP100, HSP90, HSP70 i małocząsteczkowych białek szoku cieplnego (sHSP) (Krishna 2003). Podobny wpływ na fizjologię i metabolizm roślin ma niska temperatura. Najbardziej widocznym efektem działania chłodu (8-10°C, 3-5°C) na siewki ogórka jest spadek natężenia fotosyntezy, zmniejszona ilość chlorofilu, obniżona wydajność fotochemiczna PSII, reduktazy azotanowej i anhydrazy węglanowej. Potraktowanie siewek 28-homoBL niweluje wpływ niskiej temperatury na powyższe parametry, przyczynia się do wzrostu zawartości wody w tkankach oraz wzmożonej ekspresji enzymów antyoksydacyjnych i wzrostu zawartości proliny w tkankach (Fariduddin i in. 2011). Badania na siewkach *Arabidopsis* sugerują, że 24-epiBL może wpływać na aktywność metyloesterazy pektyn, enzymu biorącego udział w syntezie pektyn, które są ważnym elementem ściany komórkowej. Kondycja ściany komórkowej jest jednym z czynników decydujących o mrozoodporności i prawidłowej homeostazie jonów wewnątrz komórki (Qu i in. 2011). Owoce mango (*Magnifera indica*) również wykazują większą tolerancję na niskie temperatury (5°C) po spryskaniu ich roztworem fitohormonu. Okazuje się, że lipidy zawarte w błonie komórkowej mają niższą temperaturę przejścia fazowego oraz wyższy stopień nienasycenia, co zapewnia większą płynność błony (Li i in. 2012). Wykazano, że egzogenne traktowanie siewek ryżu 24-epiBL poddanych działaniu niskiej temperatury (15°C) stymuluje wydłużanie komórek, przyspiesza kiełkowanie oraz wzrost siewek. Zastosowanie 24-epiBL minimalnie podnosi tolerancję *Bromus inermis* na niskie temperatury

(3-5°C), ale znacznie zwiększa żywotność tych siewek narażonych na działanie wysokich temperatur (40-45°C) (Bajguz, Hayat 2009).

Skrajne temperatury (7 i 34°C) mogą powodować powstawanie plam nekrotycznych na liściach banana. Jednak u roślin poddanych działaniu analogu BR objawy te ustępują. Ekspozycja roślin na niskie temperatury powoduje redukcję liczby liści, ale podanie homologu BR odwraca ten efekt. Obie skrajne temperatury znacząco ograniczają wzrost roślin, natomiast zastosowanie homologu hormonu przynosi korzystny efekt tylko u roślin poddanych działaniu wyższej temperatury (González-Olmedo i in. 2005).

Jednym z czynników stresowych roślin są metale ciężkie, przyczyniające się m.in. do ograniczenia wzrostu, spadku natężenia fotosyntezy netto, spadku zawartości barwników fotosyntetycznych, węglowodanów, proliny, zwiększonej zawartości dialdehydu malonowego czy powstania stresu oksydacyjnego. Siewki *B. juncea* hodowane w obecności jonów miedzi w podłożu, charakteryzują się karłowatością, obniżoną zawartością chlorofilu oraz parametrów fotosyntezy. Po podaniu 28-homoBL zaobserwowano poprawę powyższych parametrów oraz zmniejszoną zawartość nadtlenku wodoru w komórkach siewek. Ponadto, odnotowano wzrost zawartości proliny i aktywności enzymów antyoksydacyjnych: peroksydazy, katalazy, dysmutazy ponadtlenkowej (Fariduddin i in. 2009). U siewek rzodkiewki (*Raphanus sativus*), w odpowiedzi na działanie jonów Cu i Cr, BR zwiększały syntezę fitochelatyn (Choudhary i in. 2010; Sharma i in. 2011). Podobne efekty uzyskano w przypadku siewek *B. juncea* hodowanych w obecności soli kadmu oraz kobaltu (Hayat i in. 2007; Arora i in. 2012). Analogiczne skutki aktywności 24-epiBL, w odpowiedzi na działanie jonów niklu, zauważono u siewek *Vigna radiata* (Yusuf i in. 2012). W przypadku siewek pomidorów rosnących na pożywce z dodatkiem $Cd^{2+}$, aplikacja BR zwiększa owocowanie i usprawnia system antyoksydacyjny owoców (Hayat i in. 2012). Zastosowanie 28-homoBL u siewek *Vigna radiata* narażonych uprzednio na działanie jonów boru, zwiększa aktywność fotosyntetyczną oraz powoduje wzrost aktywności katalazy, peroksydazy i dysmutazy ponadtlenkowej oraz zwiększa zawartość proliny (Yusuf i in. 2011). Traktowanie BR kultur *Chlorella vulgaris* rosnących w obecności metali ciężkich zmniejsza poziom stresu wywołany metalami ciężkimi oraz ogranicza ich bioakumulację. Podanie BR i metali zmniejsza akumulację metali następująco: cynk > kadm > ołów > miedź. BR zwiększają zawartość chlorofilu, białek, cukrów, fitochelatyn, dysmutazy ponadtlenkowej (SOD), katalazy (CAT) i peroksydazy askorbinianowej (APX), reduktazy glutationowej (GR) oraz askorbinianu i glutationu w komórkach glonu traktowanego metalami ciężkimi (Bajguz 2000; 2002).

Rośliny narażone na działanie różnych czynników stresowych, zarówno biotycznych, jak i abiotycznych, omówionych powyżej, generują dużą ilość reaktywnych form tlenu, które mogą utleniać lipidy, białka oraz kwasy nukleinowe powodując zaburzenia na poziomie komórkowym prowadzące do apoptozy. Funkcję ochronną przed toksycznym i mutagennym działaniem aktywnych form tlenu pełnią antyoksydanty enzymatyczne (m. in. dysmutazy, katalazy, peroksydazy) oraz antyoksydanty nieenzymatyczne (karotenoidy, glutation, askorbinian, tokoferol) (Bajguz, Tretyn 2003; Hayat i in. 2010). Badania prowadzone na sadzonkach ryżu dowodzą, że 24-epiBL skutecznie usuwa z komórek aktywne formy tlenu, przez zwiększenie aktywności dysmutazy ponadtlenkowej (SOD), katalazy (CAT) i peroksydazy askorbinianowej (APX) (Ding i in. 2012). U siewek kukurydzy (*Zea mays*) rosnących w warunkach suszy i traktowanych BL zanotowano dodatkowo wzrost zawartości kwasu askorbinowego i karotenoidów. Natomiast u sorgo (*Sorghum vulgare*), w warunkach stresu osmotycznego, BR zwiększają aktywność CAT, ale zmniejszają peroksydazy i oksydazy kwasu askorbinowego (Bajguz, Hayat 2009). Wykazano, że u siewek ogórka (*Cucumis sativus*) BR indukują ekspresję genów RBOH, MAPK1 i MAPK3 oraz geny zaangażowane w reakcje antyoksydacyjne. Zauważono także wzrost aktywności oksydazy NADPH i wzrost stężenia nadtlenku wodoru, zarówno w liściach traktowanych roztworem BR, jak też w pozostałych nie traktowanych hormonem liściach, co wskazuje, że hormon ten ma działanie nie tylko lokalne, ale uruchamia odpowiedź w całej roślinie (Xia i in. 2011).

Analizy nad stymulującym wpływem BR na metabolizm roślin, wykazały szereg interakcji BR z innymi fitohormonami. Dowiedziono, że współdziałają synergistycznie z auksynami i cytokininami, natomiast addytywnie z giberelinami. ABA jest antagonistą BR i zauważono pewne różnice w regulacji ekspresji genów przez te dwa hormony. Badania molekularne potwierdzają, że indywidualne szlaki sygnalizacji hormonalnej i regulacji ekspresji genów mogą się krzyżować. Współdziałanie BR z auksynami, giberelinami, kwasem abscysynowym, etylenem i kwasem jasmonowym obejmuje zmiany w ekspresji genów, biosyntezie hormonów i/lub przekazywaniu sygnałów. Dlatego przy określaniu zmian molekularnych, wywołanych przez BR, należy mieć na uwadze, że nie wszystkie z nich będą spowodowane wyłącznie przez BR, ale możliwe jest, że niektóre lub większość będzie wynikiem współdziałania z innymi fitohormonami (Krishna 2003). Biorąc pod uwagę, rolę ABA w odpowiedzi roślin na chłód, zasolenie, suszę czy kwas jasmonowy i etylen w reakcjach obronnych roślin, które są dobrze poznane, należy zakładać udział tych hormonów w indukowanej przez BR odpowiedzi roślin na stres abiotyczny (Krishna 2003).

## Podziękowania

Projekt został sfinansowany ze środków Narodowego Centrum Nauki przyznanych na podstawie decyzji numer DEC-2012/05/B/NZ8/00958.

## Literatura

Amzallag G. N., Vaisman J. 2006. Influence of brassinosteroids on initiation of the root gravitropic response in *Pisum sativum* seedlings. Biol. Plant., 50: 283-286.

Anuradha S., Rao S. S. R. 2001. Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.). Plant Growth Regul., 33: 151-153.

Andruha S., Rao S. S. R. 2003. Application of brassinosteroids to rice seeds (*Oryza sativa* L.) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increased nitrate reductase activity. Plant Growth Regul., 40: 29-32.

Arora P., Bhardwaj R., Kanwar M. K. 2012. Effect of 24-epibrassinolide on growth, protein content and antioxidative defense system of *Brassica juncea* L. subjected to cobalt ion toxicity. Acta Physiol. Plant., 34: 2007-2017.

Bajguz A. 2000. Blockade of heavy metals accumulation in *Chlorella vulgaris* cells by 24-epibrassinolide. Plant Physiol. Biochem., 38: 797-801.

Bajguz A. 2002. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatins synthesis in *Chlorella vulgaris*. J. Plant Physiol., 159: 321-324.

Bajguz A. 2007a. Wpływ brassinosteroidów na kultury *Chlorella vulgaris* poddane działaniu wybranych fitohormonów i czynników stresowych. Wyd. UwB, Białystok.

Bajguz A. 2007b. Metabolism of brassinosteroids in plants. Plant Physiol. Biochem., 45: 95-107.

Bajguz A. 2009. Isolation and characterization of brassinosteroids from algal cultures of *Chlorella vulgaris* Beijerink (Trebouxiophyceae). J. Plant Physiol., 166: 1946-1949.

Bajguz A, Tretyn A. 2003a. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. Phytochemistry, 62: 1027-1046.

Bajguz A, Tretyn A. 2003b. Brassinosteroidy – hormony roślinne. Wyd. UMK, Toruń.

Bajguz A., Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. Plant Physiol. Biochem., 47: 1-8.

Behnamnia M., Kalantari Kh. M., Rezanejad F. 2009. Exogenous application of brassinosteroid alleviates drought-induced oxidative stress in *Lycopersicon esculentum* L. Gen. Appl. Plant Physiol., 35: 22-34.

Choudhary S. P., Bhardwaj R., Gupta B. D., Dutt P., Gupta R. K., Biondi S., Kanwar M. 2010. Epibrassinolide induces changes in indole-3-acetic acid, abscisic acid and poly-

amine concentrations and enhances antioxidant potential of radish seedlings under copper stress. Physiol. Plant., 140: 280-296.

Dalio R. J. D., Pinheiro H. P., Sodek L., Haddad C. R. B. 2011. The effect of 24-epibrassinolide and clotrimazole on the adaptation of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. to salinity. Acta Physiol. Plant., 33:1887-1896.

Dettmer J., Elo A., Helariutta Y. 2009. Hormone interactions during vascular development. Plant Mol. Biol., 69: 347-360.

Ding H. D., Zhu X. H., Zhu Z. W., Yang S. J., Zha D. S., Wu X. X. 2012. Amelioration of salt-induced oxidative stress in eggplant by application of 24-epibrassinolide. Biol. Plant., 56: 767-770.

Fariduddin Q., Khanam S., Hasan A. A. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on the drought stress-induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L. Acta Physiol. Plant., 31: 889-897.

Fariduddin Q., Yusuf M., Chalkoo S., Hayat S., Ahmad A. 2011. 28-homobrassinolide improves growth and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. through an enhanced antioxidant system in the presence of chilling stress. Photosynthetica, 49: 55-64.

Fu F. Q., Mao W. H., Shi K., Zhou Y. H., Asami T., Yu J. Q. 2008. A role of brassinosteroids in early fruit development in cucumber. J. Exp. Bot., 59: 2299-2308.

González-Olmedo J. L., Córdova A., Aragón C. E., Pina D., Rivas M., Rodríguez R. 2005. Effect of an analogue of brassinosteroid on FHIA-18 plantlets exposed to thermal stress. InfoMusa, 14: 18-20.

Gomes M. M. A. 2011. Physiological effects related to brassinosteroid application in plants. [W:] Hayat S., Ahmad A. (red.), Brassinosteroids: a class of plant hormone. Wyd. Springer, 194-242.

Hayat S., Ali B., Hasan S. A., Ahmad A. 2007. Brassinosteroid enhanced the level of antioxidants under cadmium stress in *Brassica juncea*. Environ. Exp. Bot., 60: 33-41.

Hayat S., Hasana S. A., Yusufa M., Hayata Q., Ahmadb A. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vigna radiate.* Environ. Exp. Bot., 69: 105-112.

Hayat S., Maheshwari P., Wani A. S., Irfan M., Alyemeni M. N., Ahmad A. 2012. Comparative effect of 28 homobrassinolide and salicylic acid in the amelioration of NaCl stress in *Brassica juncea* L. Plant Physiol. Biochem., 53: 61-68.

Hayat S., Alyemeni M. N., Hasan S. A. 2012. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress. Saudi J. Biol. Sci., 19: 325-335.

Hola D. 2011. Brassinosteroids and photosynthesis. [W:] Hayat S., Ahmad A. (red.), Brassinosteroids: a class of plant hormone. Wyd. Springer, 143-192.

Jager C. E., Symous G. M., Ross J. J., Reid J. B. 2008. Do brassinosteroids mediate the water stress response? Physiol. Plant, 133: 417-425.

Janeczko A., Oklešťková J., Pociecha E., Kościelniak J., Mirek M. 2011. Physiological effects and transport of 24-epibrassinolide in heat-stressed barley. Acta Physiol. Plant., 33: 1249-1259.

Kagale S., Divi U. K., Krochko J. E., Keller W. A., Kriszna P. 2007. Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses. Planta, 225: 353-364.

Kang Y. Y, Guo S. R., Li J., Duan J. J. 2009. Effect of root applied 24-epibrassinolide on carbohydrate status and fermentative enzyme activities in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings under hypoxia. Plant Growth Regul., 57: 259-269.

Karlidaga H., Yildirimb E., Turanc M. 2011. Role of 24-epibrassinolide in mitigating the adverse effects of salt stress on stomatal conductance, membrane permeability, and leaf water content, ionic composition in salt stressed strawberry (*Fragaria ananassa*). Sci. Horticut., 130: 133-140.

Krishna P. 2003. Brassinosteroid-mediated stress responses. J. Plant Growth Regul., 22: 289-297.

Li B., Zhang C., Cao B., Qin G., Wang W., Tian S. 2012. Brassinolide enhances cold stress tolerance of fruit by regulating plasma membrane proteins and lipids. Amino Acids, 43: 2469-2480.

Li Y.H., Liu Y.J., Xu X.L., Jin M., An L.Z., Zhang H. 2012. Effect of 24-epibrassinolide on drought stress-induced changes in *Chorispora bungeana*. Biol. Plant., 56: 192-196.

Lisso J., Steinhauser D., Altmann T., Kopka J., Müssig C. 2005. Identyfication of brassino-steroid-related genes by means of transcript co-response analyses. Nucleic Acids, 33: 2685-2696.

Mazorraa L. M., Holtonb N., Bishopb G. J., Ineza M. 2011. Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassino-steroid homeostasis. Plant Physiol. Biochem., 49: 1420-1428.

Miyazawa Y., Nakajima N., Abe T., Sakai A., Fujioka S., Kawano S., Kuroiwa T., Yoshida S. 2003. Activation of cell proliferation by brassinolide application in tobacco BY-2 cells: effect of brassinolide on cell multiplication, cell-cycle-related gene expression and organellar DNA contents. J. Exp. Bot., 54: 2669-2678.

Nakamura A., Fujioka S., Sunohara H., Kamiya N., Hong Z., Inukai Y., Miura K., Takatsuto S., Yoshida S., Ueguchi-Tanaka M., Hasegawa Y., Kitano H., Matsuoka M. 2006. The role of OsBRI1 and its homologous genes, OsBRL1 and OsBRL3, in rice. Plant Physiol., 140: 580-590.

Qu T., Liu R., Wang W., An L., Chen T., Liu G., Zhao Z. 2011. Brassinosteroids regulate pectin methylesterase activity and AtPME41 expression in *Arabidopsis* under chilling stress. Cryobiology, 63: 111-117.

Pereira-Netto A. B. 2011. Genomic and non-genomic events involced in the brassinosteroid – promoted plant cell growth. [W:] Hayat S., Ahmad A. (red.), Brassinosteroids: a class of plant hormone. Wyd. Springer, 243-268.

Sharma I., Pati P. K., Bhardwaj R. 2011. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence system in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity. Ecotoxicology, 20: 862-874.

Wang B., Zhang J., Xia X., Zhang W. H. 2011. Ameliorative effect of brassinosteroid and ethylene on germination of cucumber seeds in the presence of sodium chloride. Plant Growth Regul., 65: 407-413.

Xia X. J., Zhou Y. H., Ding J., Shi K., Asami T., Chen Z., Yu J. Q. 2011. Induction of systemic stress tolerance by brassinosteroid in *Cucumis dativus*. New Phytologist, 191: 706-720.

Yusuf M., Fariduddin Q., Ahmad A. 2011. 28-Homobrassinolide mitigates boron induced toxicity through enhanced antioxidant system in *Vigna radiata* plants. Chemosphere, 85: 1574-1584.

Yusuf M., Fariduddin Q., Ahmad A. 2012. 24-Epibrassinolide modulates growth, nodulation, antioxidant system, and osmolyte in tolerant and sensitive varieties of *Vigna radiata* under different levels of nickel: A shotgun approach. Plant Physiol. Biochem., 57: 143-153.

# 5 Udział askorbinianu w odpowiedzi roślin na niekorzystne czynniki środowiska

Bożena **Kozłowska-Szerenos** / Iwona **Ciereszko**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny
Instytut Biologii, Zakład Fizjologii Roślin

ul. Świerkowa 20 B, 15-950 Białystok
e-mail: bokoz@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Stres, w zależności od nasilenia i czasu trwania, modyfikuje prawidłowe funkcjonowanie komórki roślinnej. Coraz więcej danych doświadczalnych wskazuje, że wspólną odpowiedzią roślin na różne czynniki stresowe może być zachwianie równowagi między wytwarzaniem reaktywnych form tlenu a ich usuwaniem. Powstający w takich warunkach stres oksydacyjny, poza skutkami negatywnymi, prowadzi do uruchomienia mechanizmów minimalizujących działanie wolnych rodników. Najważniejszym przeciwutleniaczem nieenzymatycznym w komórkach roślinnych jest kwas askorbinowy (AsA), dlatego jego wzmożona produkcja w warunkach stresowych może mieć ogromne znaczenie w aklimatyzacji roślin do niekorzystnych warunków środowiska. Askorbinian obecny w dużych stężeniach w chloroplastach i innych przedziałach komórkowych, pełni również ważną rolę regulacyjną w różnicowaniu, wzroście i metabolizmie fotosyntetyzujących komórek. AsA jako donor elektronów, wpływając na aktywność wielu enzymów (m.in. deepoksydazy wiolaksantyny), jako ważny element cyklu woda–woda (reakcji Mehlera) oraz cyklu askorbinian-glutation (cyklu Halliwella-Asady), może regulować prawidłowe funkcjonowanie aparatu fotosyntetycznego w warunkach stresowych.

Przedmiotem intensywnych badań jest udział kwasu askorbinowego w percepcji sygnałów wywołanych niekorzystnymi czynnikami środowiska. Wiadomo, że wytwarzanie reaktywnych form tlenu prowadzi do uruchomienia różnych dróg transdukcji sygnałów umożliwiających zapoczątkowanie mechanizmów obronnych w warunkach różnych stresów abiotycznych. Niektóre drogi mogą być związane ze wzrostem stężenia nadtlenku wodoru. Askorbinian i peroksydaza askorbinianowa, wpływając na poziom $H_2O_2$ w komórkach roślinnych, mogą pełnić kluczową rolę w regulacji ekspresji genów i odpowiedzi komórki na niekorzystne czynniki środowiska.

**Słowa kluczowe:** antyoksydanty, reaktywne formy tlenu, stres oksydacyjny, witamina C

## **5.1.** Wstęp

Reaktywne formy tlenu (RFT), takie jak anionorodnik ponadtlenkowy ($O^{\bullet -}$), nadtlenek wodoru ($H_2O_2$) i rodnik hydroksylowy ($^{\bullet}OH$) powstają jako produkt metabolizmu tlenowego wszystkich organizmów aerobowych. Różnorodne stresy środowiskowe prowadzą do wzmożenia produkcji RFT i przyczyniają się do wystąpienia w komórkach roślinnych stresu oksydacyjnego. Reaktywne formy tlenu w fizjologicznych stężeniach uczestniczą również w przekazywaniu sygnałów z udziałem reakcji redoks poprzez regulację aktywności białek i ekspresji genów. U roślin i eukariotycznych glonów, chloroplasty są organellami o szczególnie wysokiej aktywności metabolizmu tlenowego. RFT powstają także w mitochondriach, peroksysomach i błonach komórkowych, w reakcjach związanych z transportem elektronów, nawet w optymalnych warunkach (Noctor, Foyer 1998; Blokhina i in. 2003).

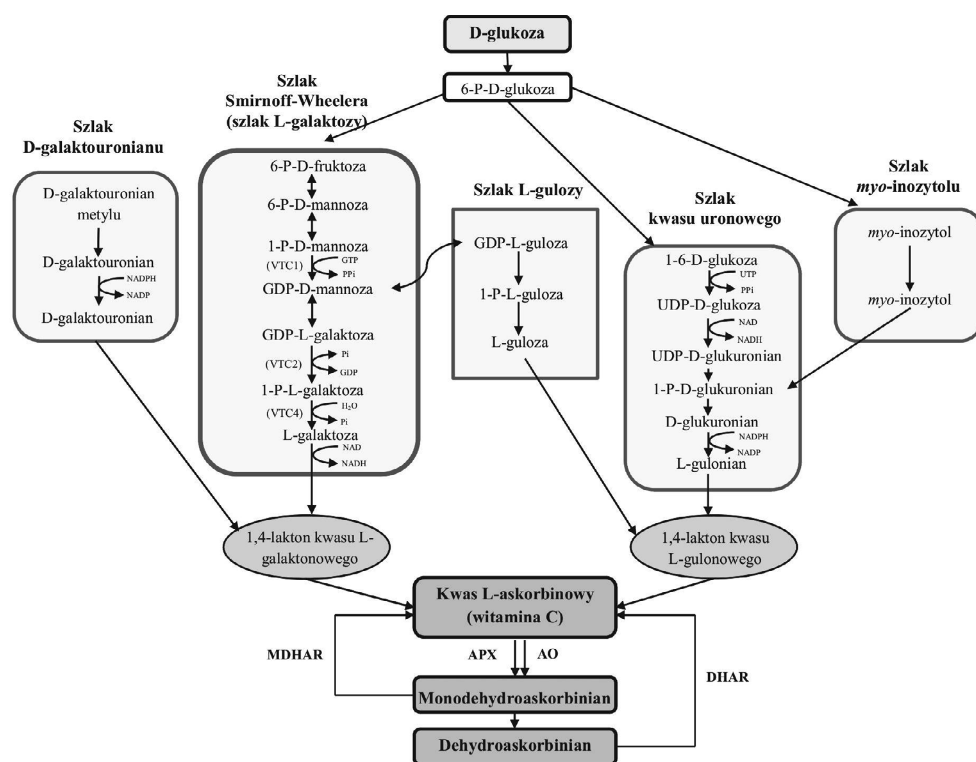
Za utrzymanie odpowiedniego stężenia RFT odpowiadają, zlokalizowane w różnych kompartymentach komórkowych, enzymatyczne i nieenzymatyczne systemy antyoksydacyjne. Wśród nich szczególnie ważnym przeciwutleniaczem, zwłaszcza w komórkach fotosyntetyzujących, jest kwas askorbinowy (Mahmood i in. 2010; Foyer, Noctor 2011; Gest i in. 2013).

## **5.2.** Występowanie i biosynteza askorbinianu

Kwas askorbinowy (witamina C) wytwarzany jest przez większość roślin i zwierząt. W komórkach roślinnych witamina C występuje w chloroplastach, mitochondriach, wakuoli i cytozolu (Noctor, Foyer 1998; Smirnoff 2000a, b; Latowski i in. 2010).

Biosynteza witaminy C u roślin różni się od szlaku wytwarzania askorbinianu u zwierząt, zachodzi zarówno w zielonych, jak i niezielonych tkankach roślin (Linster i Clarke 2008, Badejo, Esaka 2010). Ostatnio opisano etapy szlaku syntezy L-askorbinianu, jak również sklonowano geny kodujące enzymy tego szlaku u roślin (Smirnoff, Wheeler 2000; Ishikawa i in. 2006; Dowdle i in. 2007; Linster i in. 2007; Linster, Clarke 2008, Ioannidi i in. 2009). Askorbinian jest syntetyzowany z D-glukozo-6-fosforanu poprzez mannozo-6-fosforan do L-galaktozy (Ryc. 5.1). Następnie L-galaktoza jest utleniana do L-galaktono-1,4-laktonu i dalej do L-askorbinianu, przy udziale dehydrogenazy L-galaktono-1,4-laktonu (GLDH), enzymu zlokalizowanego w wewnętrznej błonie mitochondrialnej. Synteza AsA zachodzi

w cytozolu, z wyjątkiem ostatniego etapu, który przebiega w mitochondriach (Linster, Clarke 2008; Ioannidi i in. 2009). Bardzo duże postępy w badaniach nad biosyntezą askorbinianu przyniosło odkrycie enzymu dehydrogenazy L-galaktozy, katalizującego utlenienie L-galaktozy do L-galaktono-1,4-laktonu, co może wyraźnie sugerować, że D-mannoza i L-galaktoza stanowią główne prekursory biosyntezy askorbinianu (Latowski i in. 2010). Niektóre badania wskazują, że szlak z udziałem L-galaktozy jest dominującą drogą syntezy L-askorbinianu u wielu roślin (Valpuseta, Botella 2004). Początkowe etapy szlaku L-galaktozy są wykorzystywane do syntezy związków, które są również prekursorami polisacharydów ściany komórkowej i glikoprotein (Linster, Clarke 2008).




**Ryc. 5.1.** Biosynteza askorbinianu i jego przemiany

Objaśnienia: AO – oksydaza askorbinianu, APX – peroksydaza askorbinianowa, DHAR – reduktaza dehydroaskorbinianu, MDHAR – reduktaza monodehydroaskorbinianu.

Źródło: opracowano na podstawie: Badejo A. A., Esaka M. 2010. Identification of potential gene targets for the improvement of ascorbate contents of genetically modified plants. [W:] Anjum N.A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 405-428.

Dzięki badaniom na mutantach *Arabidopsis: vtc2* odkryto również brakujące ogniwo szlaku biosyntezy askorbinianu – fosforylazę GDP-L-galaktozy, co przyczyniło się do poznania wszystkich enzymów szlaku biosyntezy askorbinianu. Enzym kodowany przez gen *VTC2* odpowiedzialny jest za przekształcenie GDP-L-galaktozy do L-galaktozo-1-fosforanu przy udziale nieorganicznego fosforu z uwolnieniem GDP (Linster i in. 2007), (Ryc. 5.1).

Zawartość askorbinianu zmienia się w wyniku działania różnych czynników stresowych i zależy od równowagi pomiędzy zdolnością do biosyntezy AsA i jego zapotrzebowaniem przy zwiększonym poziomie RFT. Nadekspresja enzymów, które należą do szlaku biosyntezy AsA indukuje u roślin tolerancję na stres abiotyczny. Epimeraza DGP-mannozy-3'5' katalizuje konwersję GDP-mannozy do GDP-L-galaktozy. Nadaktywność epimerazy DGP-mannozy-3'5' i jej izomerów powoduje zwiększone gromadzenie się kwasu askorbinowego w roślinie oraz zwiększenie tolerancji na niską temperaturę i/lub zasolenie (np. u pomidorów). Natomiast u truskawek nadekspresja reduktazy kwasu D-galaktouronowego, enzymu szlaku biosyntezy AsA, który redukuje kwas D-galaktouronowego do kwasu L-galaktouronowego, prowadzi do gromadzenia się AsA i zwiększonej tolerancji na stresy abiotyczne u ziemniaków (Valpuesta, Botella 2004; Giovannoni 2007; Sharma i in. 2012). Wykazano również, że wzrost zawartości AsA prowadzi do zwiększonej odporności na stres oksydacyjny *Arabidopsis sp*., mutanty *vtc1*, które mają zaburzoną produkcję AsA, były bardziej podatne na UVB niż rośliny typu dzikiego (Wolucka, Montagu 2007; Sharma i in. 2012).

Wykazano, że pula askorbinianu wzrasta w liściach roślin rosnących przy wysokim natężeniu światła i przy niskiej temperaturze. Stwierdzono, że w liściach jęczmienia zawartość askorbinianu była skorelowana z natężeniem fotosyntezy i zawartością rozpuszczonych cukrów (Smirnoff 2000a). Regulacja ekspresji genów związanych z metabolizmem AsA w liściach roślin *Arabidopsis* jest prawdopodobnie ściśle skorelowana z fotosyntetycznym transportem elektronów (Yabuta i in. 2007), a także poziomem kwasu jasmonowego (Bartoli i in. 2006; Dowdle i in. 2007; Wolucka, Montagu 2007; Maruta i in. 2008).

Zawartość AsA w komórce zależy nie tylko od szybkości jego biosyntezy i translokacji do tkanek akceptorów, ale również od stopnia utlenienia tego metabolitu w reakcjach katalizowanych przez peroksydazę askorbinianu (APX) i oksydazę askorbinianu (AO) oraz późniejszej regeneracji do formy całkowicie zredukowanej z udziałem reduktazy monodehydroaskorbinianu (MDHAR) i reduktazy dehydroaskorbinianu (DHAR) (Yabuta i in. 2007, Cruz-Rus i in. 2011).

## **5.3.** Znaczenie askorbinianu w metabolizmie roślin

Kwas askorbinowy, obecny w dużych stężeniach w chloroplastach i innych przedziałach komórkowych pełni ważną rolę regulacyjną w różnicowaniu, wzroście i metabolizmie fotosyntetyzujących komórek (Foyer, Shigeoka 2011; Foyer, Noctor 2012; Gest i in. 2013).

Wykazano, że askorbinian jest prekursorem w szlaku biosyntezy kwasu szczawiowego oraz kwasu winowego. Kwas szczawiowy, poprzez tworzenie szczawianów wapnia, reguluje poziom wapnia w komórkach i uczestniczy w sekwestracji toksycznych metali. Bierze również udział w kontroli kwitnienia i starzenia roślin (DeBolt i in. 2007). Ostatnie badania wskazują na znaczącą rolę askorbinianu w kiełkowaniu i rozwoju nasion, co może być związane z jego zdolnością do ograniczania stresu oksydacyjnego, który występuje podczas desykacji i kiełkowania. AsA ogranicza akumulację RFT, a tym samym przeciwdziała inaktywacji enzymów, peroksydacji lipidów oraz utracie integralności błony komórkowej, co opóźnia wzrost wycieku jonów, zmniejszenie turgoru i śmierć komórek. Askorbinian odgrywa również ważną rolę w kontroli równowagi hormonalnej, która reguluje kiełkowanie nasion oraz wzrost i rozwój roślin (Gest i in. 2013).

### **5.3.1.** Askorbinian jako antyoksydant

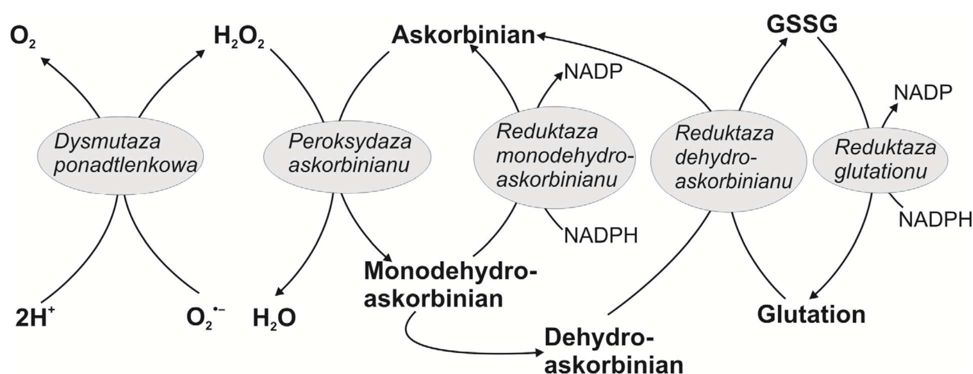
Witamina C jest znana jako związek o bardzo silnej aktywności antyoksydacyjnej oraz kofaktor enzymów katalizujących reakcje biochemiczne, neutralizujące niekorzystne efekty reaktywnych form tlenu (Noctor, Foyer 1998, Giovannoni 2007, Foyer, Noctor 2011). Na wyjątkowość tego metabolitu składa się kilka cech. Cząsteczka kwasu askorbinowego może oddawać elektrony, a jej potencjał oksydoredukcyjny pozwala na reagowanie nie tylko z rodnikiem hydroksylowym, tlenem singletowym, anionorodnikiem ponadtlenkowym, lecz także z glutationem i wolnymi rodnikami tokoferolu (Noctor, Foyer 1998). Askorbinian może oddziaływać bezpośrednio z RFT, ale może również naprawić utlenione cząsteczki organiczne, przywracając je do formy zredukowanej, w niektórych przypadkach, bardziej skutecznie niż glutation (Sturgeon i in. 1998, Gest i in. 2013). Pierwszy produkt utleniania AsA, monodehydroaskorbinian (MDHA), jest bardzo stabilnym rodnikiem, który ogranicza prawdopodobieństwo wystąpienia łańcuchowej reakcji utleniania. Monodehydroaskorbinian ulega samoistnie dysproporcjonowanemu przekształceniu do cząsteczki askorbinianu lub dehydroaskorbinianu (DHA) (Smirnoff 2000b). Askorbinian regeneruje się z postaci utlenionej dzięki działaniu specyficznych reduktaz i elektronów pochodzących z glutationu, NADH lub NADPH w cyklu

askorbinianowo-glutationowym (Martinez, Araya 2010; Foyer, Noctor 2011; Gest i in. 2013) (Ryc. 5.2).

## **5.3.2.** Udział askorbinianu w cyklu Halliwella-Asady

Kluczową rolą askorbinianu jest udział w najważniejszym cyklu antyoksydacyjnym komórek roślinnych, zwanym cyklem Halliwella-Asady (Ryc. 5.2). Może on zachodzić w wielu przedziałach komórkowych: stromie chloroplastów i błonach tylakoidów, peroksysomach, mitochondriach. Cykl ten nazywany również askorbinianowo-glutationowym, usuwa z komórki cząsteczki nadtlenku wodoru przy udziale enzymów antyoksydacyjnych. Składa się z następujących po sobie reakcji, w których enzymy i przeciwutleniacze niskocząsteczkowe muszą bardzo sprawnie ze sobą współdziałać (Smirnoff 2000a; Martinez, Araya 2010).

Peroksydaza askorbinianu zużywa dwie cząsteczki askorbinianu, przez co redukuje nadtlenek wodoru do wody, wytwarzając jednocześnie dwie cząsteczki monodehydroaskorbinianu (MDHA). MDHA może przekształcić się w askorbinian i dehydroaskorbinian (DHA). Donorem elektronów do redukcji MDHA może być cytochrom b, zredukowana ferredoksyna lub NAD(P)H w reakcji katalizowanej przez reduktazę monodehydroaskorbinianu (MDHAR). DHA jest redukowany do askorbinianu przez reduktazę dehydroaskorbinianu (DHAR), z wytworzeniem z glutationu jego formy utlenionej (GSSG). Glutation odtwarzany jest przy udziale NADPH i reduktazy glutationu (Asada 2006). Askorbinian i glutation nie są zużywane w trakcie tego cyklu, lecz uczestniczą w przenoszeniu redukujących odpowiedników, co prowadzi do redukcji $H_2O_2$ do $H_2O$ (Mittler 2002, Gill, Tuteja 2010).




**Ryc. 5.2.** Cykl Halliwella-Asady

Źródło: opracowano na podstawie: Asada K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiol., 141: 391-396.

Peroksydaza askorbinianowa (APX) jest hemoproteiną zawierającą cztery cysteiny, występującą u roślin wyższych, glonów, a nawet sinic. Wykazano znaczny wzrost zawartości APX w warunkach stresu oksydacyjnego, co wskazuje na udział tego enzymu w cyklu askorbinianowo-glutationowym (Gest i in. 2013). Analiza genomów roślin wyższych wykazuje istnienie wielu genów kodujących różne izoformy APX. Odkryto dziewięć genów kodujących peroksydazę askorbinianu u *Arabidopsis thaliana*, osiem u ryżu, a także siedem genów u pomidora. Ze względu na lokalizację w komórce, rodzinę APX podzielono na dwie grupy: chloroplastową i cytozolową. Cytozolowa APX poza obroną komórki przed RFT, pełni też inne funkcje, np. podczas ataku patogenów indukuje śmierć zakażonej komórki poprzez nagromadzenie RFT, działa też jako sygnał do aktywacji reakcji obronnych w niezainfekowanych jeszcze komórkach. Jedną z właściwości peroksydazy askorbinianowej jest jej niestabilność przy braku askorbinianu. Dowiedziono, że aktywność APX wzrasta wraz ze wzrostem aktywności innych enzymów, takich jak: katalaza, dysmutaza ponadtlenkowa czy reduktaza glutationowa (Ishikawa, Shigeoka 2008).

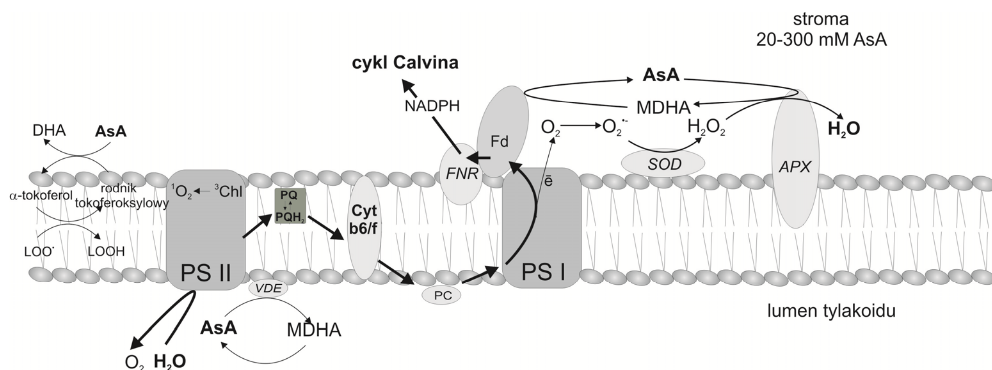
### **5.3.3.** Udział askorbinianu w ochronie aparatu fotosyntetycznego

Wysokie stężenie askorbinianu w chloroplastach (20-300 mM) wskazuje na jego znaczącą rolę w procesie fotosyntezy. Askorbinian łatwo jest transportowany przez błony tylakoidów i chroni błony biologiczne przed powstawaniem w nich wolnych rodników tokoferoli oraz przed peroksydacją lipidów. Spełnia rolę alternatywnego donora elektronów dla PSII (Tóth i in. 2013) oraz uczestniczy w unieczynnianiu rodnika ponadtlenkowego w reakcji Mehlera (cyklu woda-woda) (Smirnoff 2000a, b; Asada 1999; 2000; Gest i in. 2013).

Ważną funkcją askorbinianu w fotosyntetyzujących komórkach jest również jego udział w cyklu ksantofilowym jako kofaktora deepoksydazy wiolaksantyny (Ryc. 5.3). Cykl ten uczestniczy w rozproszeniu nadmiaru energii wzbudzenia i chroni tym samym aparat fotosyntetyczny przed uszkodzeniem (Demmig-Adams, Adams 1996; Gilmore 1997, Smirnoff 2000b, Latowski i in. 2010).

Zbyt wysokie natężenie światła może przyczyniać się do nadmiernej produkcji anionorodnika ponadtlenkowego w chloroplastach. W wyniku spontanicznej dysproporcjonacji anionorodnika ponadtlenkowego, przez dysmutazę ponadtlenkową (SOD), powstaje nadtlenek wodoru ($H_2O_2$) i tlen. Nadtlenek wodoru jest redukowany w cyklu woda-woda (reakcji Mehlera) przez askorbinian do wody z udziałem peroksydazy askorbinianu. Redukcji tlenu w PSI towarzyszy jednocześnie wytwarzanie monodehydroaskorbinianu (MDHA), a następnie odtwarzanie askorbinianu

z udziałem elektronów pochodzących z PSI. Reakcję odtwarzania formy zredukowanej AsA katalizuje reduktaza monodehydroaskorbinianu (Asada 1999; Ort, Baker 2002).




**Ryc. 5.3.** Udział askorbinianu w procesie fotosyntezy

Objaśnienia: AsA – askorbinian, APX – peroksydaza askorbinianowa, Cyt b6/f – kompleks cytochromowy $b_6f$, DHA – dehydroaskorbinian, Fd – ferredoksyna, FNR – reduktaza ferredoksyny, $H_2O_2$ – nadtlenek wodoru, $LOO^{\bullet}$ – rodnik kwasu tłuszczowego, LOOH – kwas tłuszczowy, MDHA – monodehydroaskorbinian, $^1O_2$ – tlen singletowy, $O_2^{\bullet-}$ – anionorodnik ponadtlenkowy, PC – plastocyjanina, PQ – plastochinon, PSI – fotosystem I, PSII – fotosystem II, SOD – dysmutaza ponadtlenkowa, VDE – deepoksydaza wiolaksantyny.

Źródło: opracowano na podstawie: Smirnoff N. 2000a. Ascorbate biosynthesis and function in photoprotection. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 355:1455-1464.

Fizjologiczne funkcje cyklu woda-woda (Ryc. 5.3), których głównym elementem jest askorbinian, to nie tylko unieczynnianie RFT, ale również ochrona aparatu fotosyntetycznego przed fotoinhibicją. Nadmierne wzbudzenie chlorofilu może prowadzić do przekazywania elektronów na tlen, generując stres oksydacyjny. Wzmożenie reakcji Mehlera w komórkach roślinnych może stanowić, obok fotooddychania, drogę, na której usuwany jest nadmiar energii wzbudzenia. Proces ten może przyczyniać się ponadto do obniżenia stanów nadredukcji przenośników w fotosyntetycznym łańcuchu transportu elektronów, może zatem pełnić funkcję w regulacji transportu elektronów w warunkach stresowych (Asada 2006).

## **5.3.4.** Udział askorbinianu w regulacji potencjału redoks

Kwas askorbinowy nazywany jest często strażnikiem homeostazy komórkowej. Bierze udział w wielu reakcjach utleniania i redukcji, przebiegających ze zmianą stopnia utlenienia jonów. Może zmieniać stan utleniania w reakcjach katalizo-

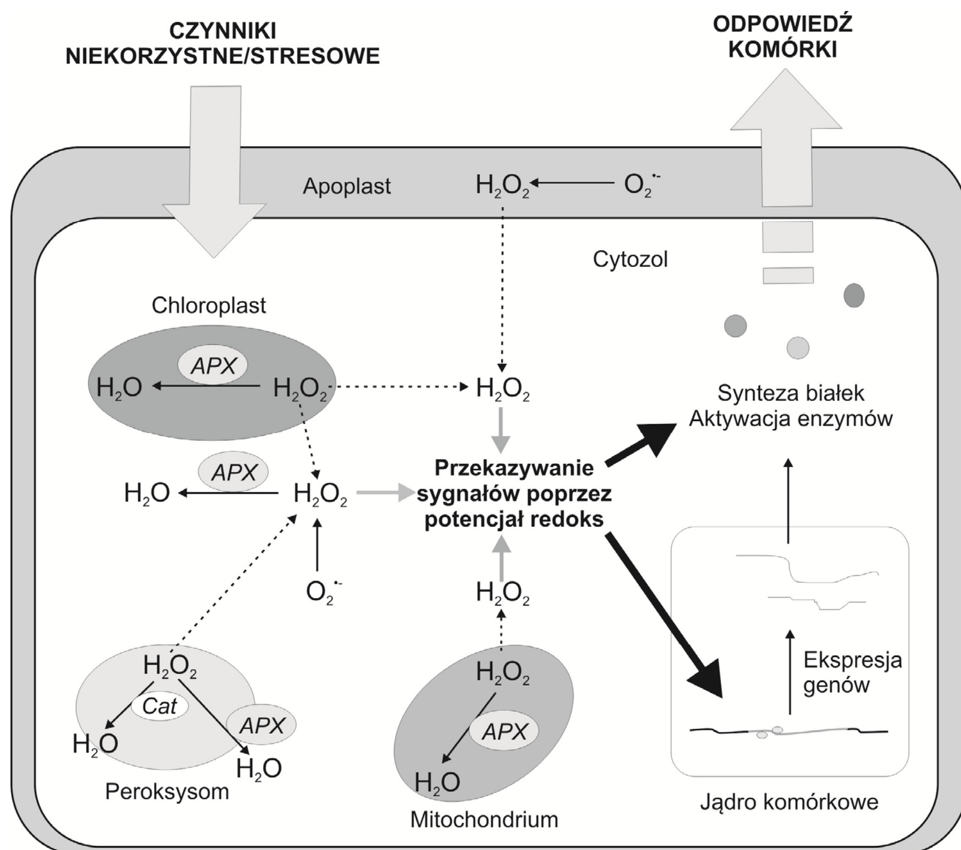
wanych przez enzymy: peroksydazę askorbinianu, reduktazę dehydroaskorbinianu czy reduktazę monodehydroaskorbinianu. Pozwala na utrzymanie stanu redoks w cytozolu i apoplaście na odpowiednim poziomie (Foyer, Noctor 2009; Gest i in. 2013).

Kwas askorbinowy w 90% zlokalizowany jest w cytoplazmie komórek, ale w przeciwieństwie do innych rozpuszczalnych antyoksydantów jego znaczna część może być transportowana do apoplastu dzięki dyfuzji ułatwionej przez transporter błonowy. Uważa się, że apoplastyczny AsA jest pierwszą linią obrony przed zewnętrznym uszkodzeniem oksydacyjnym. Ważną rolę w metabolizmie askorbinianu spełnia oksydaza askorbinianu (AO) i reduktaza monodehydroaskorbinianu (MDHAR), które uczestniczą w regulacji zawartości AsA w apoplaście, gdyż inne antyoksydanty są nieobecne lub występują w bardzo małych stężeniach (Pignocchi, Foyer 2003; De Pinto, De Gara 2004; Latowski i in. 2010).

Kwas askorbinowy może mieć wpływ na stan redoks komórki. Wynika to zarówno z jego właściwości oksydoredukcyjnych, jak i zdolności do utrzymywania innych cząsteczek w stanie zredukowanym. Dzięki temu może wpływać na wiele procesów komórkowych regulowanych stanem redoks, takich jak np.: przekazywanie sygnałów komórkowych, cykl komórkowy i naprawa DNA (Sahin, De Tullio 2010).

## **5.4.** Udział askorbinianu w transdukcji sygnałów w warunkach stresowych

Przedmiotem intensywnych badań jest obecnie wiele aspektów dotyczących percepcji sygnałów wywołanych niekorzystnymi czynnikami środowiska, uruchamianych w tych warunkach szlaków transdukcji oraz odpowiedzi na poziomie komórkowym. Wiadomo, że wytwarzanie reaktywnych form tlenu prowadzi do uruchomienia różnych dróg transdukcji sygnałów umożliwiających zapoczątkowanie mechanizmów obronnych w warunkach stresów abiotycznych. Sugerowano również, że niektóre drogi transdukcji sygnałów mogą być związane ze wzrostem stężenia $H_2O_2$ (Apel, Hirt 2004). Nadtlenek wodoru należy nie tylko do toksycznych metabolitów RFT, lecz również odgrywa ważną funkcję sygnalizacyjną, pośrednicząc w odpowiedzi na różne bodźce, zarówno w komórkach roślinnych, jak i zwierzęcych.




**Ryc. 5.4.** Udział askorbinianu i peroksydazy askorbinianowej (APX) w przekazywaniu sygnałów poprzez potencjał redoks

Objaśnienia: Cat – katalaza, $H_2O_2$ – nadtlenek wodoru, $O_2^{\bullet -}$ – anionorodnik ponadtlenkowy.

Źródło: opraciowano na podstawie: Ishikawa T., Shigeoka S. 2008. Recent advances in ascorbate biosynthesis and the physiological significance of ascorbate peroxidase in photosynthesizing organisms. Biosci. Biotechnol. Biochem., 72: 1143-1154.

$H_2O_2$ pełni podwójną rolę w roślinach: przy niskich stężeniach działa jako cząsteczka sygnalizacyjna, uruchamiając mechanizmy aklimatyzacyjne do różnych stresów biotycznych i abiotycznych, przy wysokich zaś prowadzi do śmierci komórki. Nadtlenek wodoru jest również zaangażowany w szerokim zakresie w procesy fizjologiczne – jako kluczowy regulator ma wpływ na starzenie, fotooddychanie i fotosyntezę, ruchy aparatów szparkowych, cykl komórkowy, jak też moduluje transkrypcję genów zaangażowanych w obronę antyoksydacyjną w warunkach stresowych (Ribeiro i in. 2012). Dlatego też askorbinian i peroksydaza askorbinia-

nowa, wpływając na poziom nadtlenku wodoru w komórkach roślinnych, mogą pełnić pośrednio rolę w regulacji ekspresji genów i odpowiedzi komórki na niekorzystne czynniki środowiska, m.in. atak patogenów, nadmiar promieniowania fotosyntetycznie aktywnego, deficyt wody, zasolenie (Ryc. 5.4) (Ishikawa, Shigeoka 2008; Fotopoulos i in. 2010).

## **5.5.** Podsumowanie

Askorbinian jest ważnym metabolitem w komórkach roślinnych, a jego wzmożona produkcja w warunkach stresowych może mieć ogromne znaczenie w aklimatyzacji roślin. Wyjaśnienie więc, jakie czynniki wpływają na biosyntezę i metabolizm askorbinianu w komórkach roślinnych, zwłaszcza w warunkach stresowych, stanowi ważny problem badawczy. Nie do końca wyjaśniona pozostaje nadal kwestia regulacji aktywności reduktazy monodehydroaskorbinianu i reduktazy dehydroaskorbinianu – enzymów odpowiedzialnych za regenerację askorbinianu. Nie ma jednak wątpliwości, że askorbinian jest jednym z kluczowych ogniw między rośliną i otaczającym środowiskiem. Wydaje się, że wszelkie zmiany, prowadzące do utleniania lub degradacji askorbinianu stanowią istotne sygnały, które umożliwiają roślinie przystosować jej metabolizm do stale zmieniających się warunków środowiska.

### Literatura


Apel K., Hort H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Plant Biol., 55: 373-399.

Asada K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 50: 601-639.

Asada K. 2000. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 355: 1419-1431.

Asada K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiol., 141: 391-396.

Badejo A. A., Esaka M. 2010. Identification of potential gene targets for the improvement of ascorbate contents of genetically modified plants. [W:] Anjum N.A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 405-428.

Bartoli C. G., Yu J., Gómez F., Fernández L., McIntosh L., Foyer C. H. 2006. Inter relationships between light and respiration in the control of ascorbic acid synthesis and accumulation in *Arabidopsis thaliana* leaves. J. Exp. Bot., 57: 1621-1631.

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V., 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. Ann. Bot., 91: 179-194.

Cruz-Rus E., Amaya I., Sànchez-Sevilla J. F., Botella M. A., Valpuesta V. 2011. Regulation of L-ascorbic acid content in strawberry fruits. J. Exp. Bot., 62: 4191-4201.

DeBolt S., Melino V., Ford C. M. 2007. Ascorbate as a biosynthetic precursor in plants. Ann. Bot., 99: 3-8.

De Pinto M. C., De Gara L. 2004. Changes in the ascorbate metabolism of apoplastic and symplastic spaces are associated with cell differentiation. J. Exp. Bot., 55: 2559-2569.

Demming-Adams B, Adams W. W. 1996. The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. Trends Plant Sci.1: 21-26.

Dowdle J., Ishikawa T., Gatzek S., Rolinski S., Smirnoff N. 2007. Two genes in *Arabidopsis thaliana* encoding GDP-l-galactose phosphorylase are required for ascorbate biosynthesis and seedling viability. Plant J., 52: 673-689.

Foyer C. H., Noctor G. 2009. Redox regulation in photosynthetic organisms signaling, acclimation, and practical implications. Antioxid Redox Signaling, 11: 861-905.

Foyer C. H., Noctor G. 2011. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. Plant Physiol., 155: 2-18.

Foyer C. H., Noctor G. 2012. Managing the cellular redox hub in photosynthetic organisms. Plant Cell Environ., 35: 199-201.

Foyer C. H., Shigeoka S. 2011. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. Plant Physiol., 155: 93-100.

Fotopoulos V., Ziogas V., Tanou G., Molassiotis A. 2010. Involvement of AsA/DHA and GSH/GSSG ratios in gene and protein expression and in the activation of defence mechanisms under abiotic stress conditions. [W:] Anjum N.A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 265-302.

Gest N., Gautier H., Stevens R. 2013. Ascorbate as seen through plant evolution: the rise of a successful molecule? J. Exp. Bot., 64: 33-53.

Gill S. S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiol. Biochem., 48: 909-930.

Gilmore A. M., 1997. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-depend photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. Physiol. Plant., 99: 197-209.

Giovannoni J. J. 2007. Completing a pathway to plant vitamin C synthesis. PNAS 104: 9109-9110.

Ishikawa T., Dowdle J., Smirnoff N. 2006. Progress in manipulating ascorbic acid biosynthesis and accumulation in plants. Physiol. Plant., 126: 343-355.

Ishikawa T., Shigeoka S. 2008. Recent advances in ascorbate biosynthesis and the physiological significance of ascorbate peroxidase in photosynthesizing organisms. Biosci. Biotechnol. Biochem., 72: 1143-1154.

Ioannidi E., Kalamaki M. S., Engineer C., Pateraki I., Alexandrou D., Mellidou I. 2009. Expression profiling of ascorbic acid – related genes during tomato fruit development and ripening and in response to stress conditions. J. Exp. Bot., 60: 663-678.

Latowski D., Surówka E., Strzałka K. 2010. Regulatory role of components of ascorbate – glutathione pathway in plant stress tolerance. [W:] Anjum N.A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 1-53

Linster C. L., Gomez T. A., Christensen K. C., Adler L. N., Young B. D., Brenner C., Clarke S. G. 2007. Arabidopsis VTC2 encodes a GDP-L-galactose phosphorylase, the last unknown enzyme in the Smirnoff–Wheeler pathway to ascorbic acid in plants. J. Biol. Chem., 282: 18879-18885.

Linster C. L., Clarke S. G. 2008. L-Ascorbate biosynthesis in higher plants: the rope of VTC2. Trends Plant Sci., 13: 567-573.

Mahmood Q., Ahmad R., Kwak S.-S., Rashid A., Anjum N. A. 2010. Ascorbate and glutathione: protectors of plants in oxidative stress. [W:] Anjum N.A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 209-229.

Martinez J. P., Araya H. 2010. Ascorbate-glutathione cycle: enzymatic and non-enzymatic integrated mechanisms and its biomolecular regulation. [W:] Anjum N. A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 303-322.

Maruta T., Yonemitsu M., Kabuta Y., Tamoi M., Ishikawa T., Shigeoka S. 2008. Arabidopsis phosphomannose isomerase 1, but not phosphomannose isomerase 2, is essential for ascorbic acid biosynthesis. J. Biol. Chem., 283: 28842-28851.

Mittler R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends Plant Sci., 7: 405-410.

Noctor G., Foyer C. H. 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Plant Mol. Biol., 49: 249-279.

Ort D. R., Baker N. R. 2002. A photoprotective role for $O_2$ as an alternative electron sink photosynthesis? Plant Biol., 5: 193-198.

Pignocchi C., Foyer C. H. 2003. Apoplastic ascorbate metabolism and its role in the regulation of cell signaling. Curr. Opin. Plant Biol., 6: 379-389.

Ribeiro C. W., Carvalho F. E. L., Rosa S. B., Alves-Ferreira M., Andrade C. M. B., Ribeiro-Alves M., Silveira J. A. G., Margis R., Margis-Pinheiro M. 2012. Modulation of genes

related to specific metabolic pathways in response to cytosolic ascorbate peroxidase knockdown in rice plants. Plant Biol., 14: 944–955.

Şahin G., De Tullio M. C. 2010. A winning two pair: role of the redox pairs AsA/DHA and GSH/GSSG in signal transduction. [W:] Anjum N.A., Umer S., Chan M.-T. (red.) Ascorbate – glutathione pathway and stress tolerance in plants. Springer, Dordrecht Heidelberg, London, New York: 251-263.

Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M. 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. J. Bot., 1-26.

Smirnoff N. 2000a. Ascorbate biosynthesis and function in photoprotection. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 355:1455-1464.

Smirnoff N. 2000b. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-facetted molecule. Curr. Opin. Plant Biol., 3: 229-235.

Smirnoff N., Wheeler G. L. 2000. Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol. 35: 291-314.

Tóth S. Z., Schansker G., Garab G. 2013. The physiological roles and metabolism of ascorbate in chloroplasts. Physiol. Plant., 148: 161-175.

Sturgeon B. E., Sipe H. J., Jr., Barr D. P., Corbett J. T., Martinez J. G., Mason R. P. 1998. The fate of the oxidizing tyrosyl radical in the presence of glutathione and ascorbate. Implications for the radical sink hypothesis. J. Biol. Chem., 273: 30116-30121.

Valpuesta V., Botella M. A. 2004. Biosynthesis of L-ascorbic acid in plants: new pathways for an old antioxidant. Trends Plant Sci., 9: 573-577.

Wolucka B. A., Van Montagu M. 2007. The VTC2 cycle and the *de novo* biosynthesis pathways for vitamin C in plants: an opinion. Phytochemistry, 68: 2602-2613.

Yabuta Y., Mieda T., Rapolu M., Nakamura A., Motoki T., Maruta T., Yoshimura K., Ishikawa T., Shigeoka S. 2007. Light regulation of ascorbate biosynthesis is dependent on the photosynthetic electron transport chain but independent of sugars in Arabidopsis. J. Exp. Bot., 58: 2661-2671.

# 6 Odpowiedź roślin na niedobór fosforanów w podłożu

Ewa **Żebrowska** / Iwona **Ciereszko**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii
Zakład Fizjologii Roślin

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: ewaw@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Fosfor (P) jest jednym z najważniejszych i jednocześnie najmniej dostępnych składników mineralnych dla roślin. Niska dostępność przyswajalnych form fosforu (Pi) wynika z ich wysokiej reaktywności i tworzenia w glebie trudno rozpuszczalnych form nieorganicznych (np. fosforanów glinu, wapnia czy żelaza) bądź organicznych (głównie kwasu fitynowego i pochodnych). Deficyt fosforanów w glebach uprawnych wymusza stosowanie sztucznych nawozów fosforanowych, z których tylko niewielka część fosforu jest wykorzystywana przez rośliny; ponadto źródła mineralnych nawozów fosforanowych są nieodnawialne i przewiduje się, że ulegną wkrótce wyczerpaniu. Rośliny wyższe wykształciły szereg przystosowań umożliwiających wzrost w warunkach niskiej dostępności Pi. Są to zmiany morfologiczne, anatomiczne, biochemiczne i fizjologiczne – dzięki nim zwiększa się dostępność i pobieranie fosforanów z podłoża i/lub następuje remobilizacja Pi z wewnątrzkomórkowych zasobów roślin. W deficycie Pi aktywowane są dostosowania wzrostowe – zahamowanie wzrostu pędu przy jednoczesnym wydłużaniu korzeni, a także zmiany metabolizmu korzeni, polegające na wydzielaniu przez korzenie kwasów organicznych i enzymów do gleby.

W ostatnich latach intensywnie badane jest molekularne podłoże odpowiedzi roślin na niedobór Pi. Aklimatyzacja roślin do niedoboru Pi jest możliwa dzięki istnieniu złożonej sieci sygnałowej, obejmującej zarówno reakcje lokalne (percepcja sygnału o zawartości Pi w podłożu), jak i systemiczne (percepcja informacji o zawartości Pi w tkankach całej rośliny). W transdukcji sygnału o niedoborze fosforu najprawdopodobniej uczestniczą fitohormony, mikroRNA i cukry oraz Pi. Kompleksowa analiza przystosowań roślin do niedoboru Pi na różnych poziomach organizacyjnych, ma zarówno znaczenie poznawcze, jak i praktyczne – przy selekcji odmian roślin uprawnych i tworzeniu roślin transgenicznych, efektywniej wykorzystujących występujący w glebie fosfor całkowity.

**Słowa kluczowe:** deficyt Pi, dostępność fosforu, aklimatyzacja

## 6.1. Wstęp

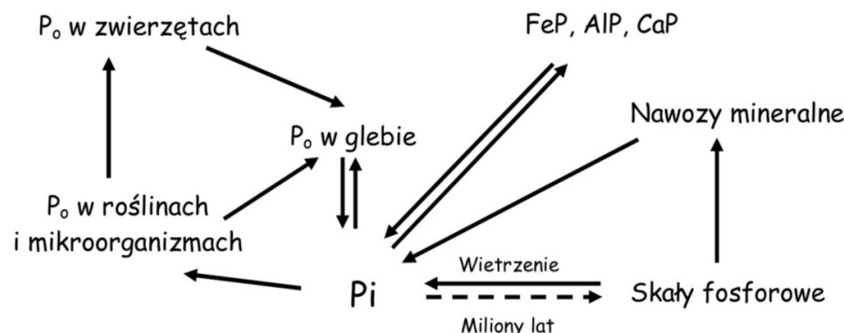
Fosfor (P) jest pierwiastkiem niezbędnym do prawidłowego funkcjonowania wszystkich organizmów żywych i stanowi ok. 0,2% suchej masy tkanek roślinnych. Jest składnikiem budulcowym wielu kluczowych dla metabolizmu roślin związków (kwasów nukleinowych, fosfolipidów, fosforanów cukrów), uczestniczy w przenoszeniu energii (ATP, PPi), a także reguluje aktywność szeregu enzymów. Ponadto uczestniczy w transdukcji sygnałów w komórce i oddziałuje na ekspresję genów. Pełni również funkcję zapasową – jest przechowywany w nasionach, głównie w postaci kwasu fitynowego i pochodnych (Ciereszko 2000; 2005; Raghothama, Karthikeyan 2005). Deficyt dostępnych roślinom form fosforu jest bardzo częstym zjawiskiem w przyrodzie i prowadzi do zahamowania wzrostu roślin i obniżenia ich produktywności. Poznanie mechanizmów aklimatyzacji roślin do niedoboru fosforu ma znaczenie zarówno poznawcze, jak i praktyczne.

## 6.2. Dostępność i pobieranie fosforu przez rośliny

Niska zawartość dostępnych dla roślin form fosforu (pomimo dość wysokiej całkowitej zawartości fosforu w glebach) jest częstym czynnikiem ograniczającym wzrost i produktywność roślin. Rośliny pobierają fosfor jedynie w postaci jonów ortofosforanowych ($H_2PO_4^-$ lub $HPO_4^{2-}$), określanych jako Pi. Głównym źródłem fosforanów w glebie jest powolny proces wietrzenia skał osadowych (Ryc. 6.1). Uwolnione jony fosforanowe są przyswajane przez rośliny i mikroorganizmy glebowe, bądź tworzą trudno dostępne związki nieorganiczne lub organiczne. Do nieorganicznych form fosforu w glebie należą głównie fosforany glinu i żelaza (w glebach kwaśnych) oraz wapnia i magnezu (w glebach zasadowych). Organiczne formy fosforu (głównie kwas fitynowy i pochodne, fosfolipidy oraz kwasy nukleinowe) mogą stanowić nawet do 50-80% całkowitej zawartości tego pierwiastka w glebie.

Fosfor organiczny zawarty w glebie może być przekształcany w nieorganiczny i odwrotnie. Zakumulowane w roślinach fosforany są przyswajane przez zwierzęta. Fosfor wraca do gleby w postaci resztek roślinnych i zwierzęcych (Ryc. 6.1). Część jest tracona razem ze zbiorem upraw lub wymywana do wód powierzchniowych, powodując ich eutrofizację. Fosforany odkładane są na dnie zbiorników wodnych i w ciągu milionów lat powstają z nich skały fosforanowe. Ponad 70% wszystkich gleb na świecie, w tym ponad połowa gleb uprawnych, charakteryzuje się niską dostępnością fosforu (Lynch 2011). W Polsce ok. 48% gleb cechuje się niską zawar-

tością Pi, 33% – to gleby o średniej zawartości fosforu, a jedynie 19% gleb cechuje się wysoką zawartością tego pierwiastka (Lityński, Jurkowska 1982). Stosowanie nawozów fosforanowych może częściowo rekompensować niską dostępność Pi, jednak rośliny wykorzystują jedynie ok. 20% P zawartego w nawozach. Ponadto globalne rezerwy fosforu w postaci skał fosforanowych (głównie apatyt), wykorzystywane do produkcji nawozów, są nieodnawialne i przewiduje się ich wyczerpanie w ciągu najbliższych 30-100 lat (Vance i in. 2003; Cordell i in. 2009).




**Ryc. 6.1.** Obieg fosforu w przyrodzie

Objaśnienia: $P_o$ – fosfor organiczny; FeP, AlP, CaP – fosforany żelaza, glinu i wapnia

Źródło: opracowanie własne na podstawie: Grossman i in. 2010.

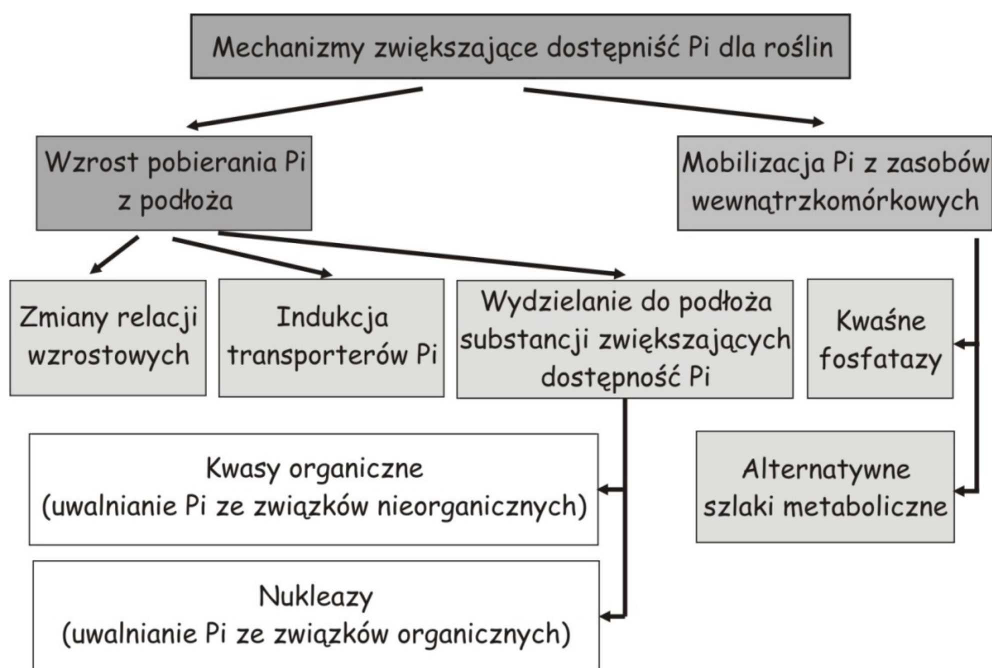
Rośliny pobierają Pi przez korzenie, zwłaszcza włośniki korzeniowe. Fosforany, drogą dyfuzji, transportowane są przez ściany komórkowe; dalszy transport odbywa się wbrew gradientowi stężeń i wymaga nakładu energii. Stężenie Pi w glebie jest bardzo niskie i rzadko przekracza 10 mM, natomiast w tkankach roślinnych wynosi ok. 5-20 mM (Vance in. 2003; Raghothama, Karthikeyan 2005). Ponadto Pi muszą pokonać barierę ujemnie naładowanej błony komórkowej. W transporcie Pi uczestniczy $H^+$ATPaza, która pompuje protony na zewnątrz błony. Fosforany transportowane są w poprzek błony, na zasadzie symportu z jonami $H^+$, przy udziale błonowych transporterów Pi. Szacuje się, że transport jednej cząsteczki Pi wymaga 2-4 protonów (Żebrowska, Ciereszko 2007).

Wyróżniamy dwa systemy transportu fosforanów o różnych właściwościach kinetycznych: transportery o wysokim powinowactwie (aktywne w warunkach niedoboru fosforu) i niskim powinowactwie do fosforanów (stale aktywne). Z kolei wypływ nadmiaru jonów Pi z komórki zachodzi zgodnie z gradientem stężeń i potencjału, nie wymaga więc nakładu energii (Żebrowska, Ciereszko 2007). W błonach komórkowych wyróżnia się obecnie dwie podstawowe rodziny transporterów

Pi: Pht1 (w większości transportery o wysokim powinowactwie do Pi) oraz Pht2 (transportery o niskim powinowactwie do Pi). W transporcie Pi uczestniczą również transportery zlokalizowane w błonach mitochondrium (rodzina Pht3), plastydów i aparatu Golgiego (Pht4), a także niektóre białka kodowane przez geny *PHO1* uczestniczące w załadunku Pi do ksylemu (Żebrowska, Ciereszko 2007, Sanchez-Calderon i in. 2011).

## **6.3.** Przystosowania roślin do niedoboru fosforanów

Rośliny narażone na niedobór fosforu wykształciły szereg przystosowań morfologicznych, biochemicznych i fizjologicznych, mających na celu zwiększenie pobierania brakującego pierwiastka i/lub usprawnienie wykorzystania dostępnego fosforu (Ryc. 6.2).




**Ryc. 6.2.** Mechanizmy zwiększające dostępność Pi dla roślin

Źródło: opracowanie własne.

### 6.3.1. Zmiany morfologiczne roślin w warunkach niedoboru fosforu

Typową reakcją roślin na niedobór Pi jest zahamowanie wzrostu pędu na rzecz wydłużania korzeni, obniżenie masy rośliny oraz wzrost stosunku korzeń/pęd (Ciereszko 2000; 2005; Vance i in. 2003; Raghothama, Karthikean 2005; Lynch 2011; Łukaszuk, Ciereszko 2011). Ograniczenie wzrostu pędu może wynikać z obniżenia potencjału wodnego i turgoru komórek (Ciereszko 2000). W warunkach niedoboru fosforu, zmniejsza się również liczba liści, co może wynikać z ograniczenia ich powstawania i zahamowania aktywności merystemu wierzchołkowego pędu (Chiera i in. 2002). Rozwijające się liście mają mniejszą powierzchnię, co wpływa na zmniejszenie intensywności fotosyntezy i produktywności roślin.

Szczególne znaczenie w warunkach deficytu Pi mają zmiany architektury korzeni, usprawniające eksplorację powierzchniowych warstw gleby (zasobniejszych w fosfor). System korzeniowy takich roślin jest płytszy, powstaje większa ilość korzeni bocznych, zmniejsza się średnica korzeni i hamowany jest wzrost korzenia głównego (Lynch 2011; Peret i in. 2011). Równocześnie zwiększa się ilość i długość włośników korzeniowych. Korzenie roślin rosnących na podłożach z deficytem fosforu są mniej wrażliwe na bodziec geotropiczny, co sprzyja penetracji powierzchniowych warstw gleby. Wydłużaniu korzeni często towarzyszy niższa masa, dzięki zwiększonemu udziałowi tkanki powietrznej w korze korzeni (Fan i in. 2003). Następuje alokacja biomasy do części systemu korzeniowego najintensywniej pobierających Pi: korzeni bocznych i włośników, co ogranicza koszty metaboliczne. W komórkach kory korzeni, w warunkach niedoboru fosforu, zwiększa się także liczba wakuoli (Ciereszko 2000).

Zmiany architektury korzeni są kontrolowane hormonalnie. W warunkach niedoboru Pi, wzrasta wrażliwość korzeni na auksyny, które stymulują powstawanie i wydłużanie korzeni bocznych (Peret i in. 2011). Z kolei etylen i gibereliny indukują powstawanie włośników korzeniowych. U roślin optymalnie zaopatrzonych w fosfor, etylen hamuje elongację korzeni, a u roślin z deficytem – utrzymuje wzrost korzeni. Etylen stymuluje również wytwarzanie aerenchymy (Ma in. 2003). Przebudowa systemu korzeniowego w warunkach niedoboru Pi następuje bardzo szybko (w ciągu 2 dni) i jest najprawdopodobniej regulowana dostępnością Pi w podłożu, a nie zawartością pierwiastka w tkankach rośliny (Peret i in. 2011). Fizyczny kontakt wierzchołka korzenia z pożywką –P jest wystarczający do przeprogramowania wzrostu korzeni (Svistoonoff i in. 2007).

Niektóre rośliny, głównie z rodziny *Proteaceae*, w odpowiedzi na niedobór fosforu, wykształciły specyficzne struktury zwane proteoidami korzeniowymi (korzenie boczne gęsto porośnięte włośnikami), które nie tylko zwiększają powierzch-

nię chłonną korzeni, ale również wydzielają do podłoża kwasy organiczne i enzymy uwalniające Pi z nieorganicznych i organicznych związków (Shane, Lambers 2005). Inną strategią zwiększania dostępności fosforanów dla roślin jest symbioza z grzybami mikoryzowymi. Szacuje się, że ponad 80% gatunków roślin lądowych korzysta z mikoryzy. Szczególne znaczenie ma mikoryza arbuskularna (rodzaj endomikoryzy, w której grzyb tworzy w komórkach kory gospodarza specyficzne drzewkowate struktury) (Bucher 2007). Grzyby kolonizujące korzenie roślin zwiększają dostępność składników odżywczych (zwłaszcza fosforanów) i wody, w zamian za to otrzymują węglowodany i aminokwasy. W warunkach niedoboru fosforu, pobieranie Pi rośliny zawdzięczają prawie całkowicie grzybni (Rausch, Bucher 2002).

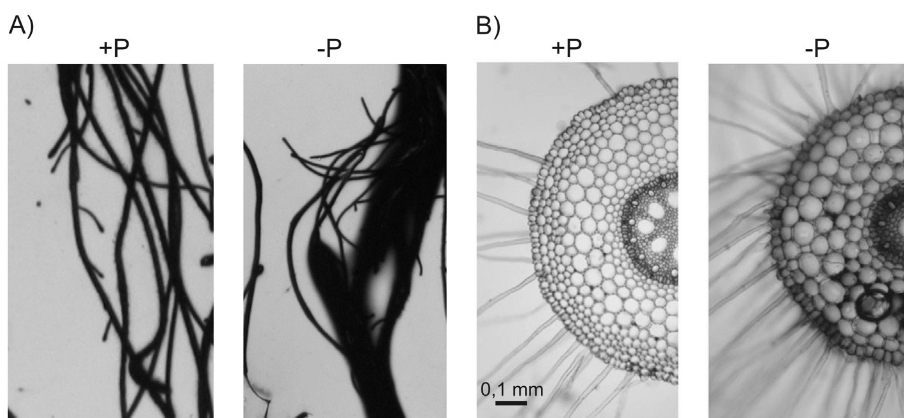
### **6.3.2.** Zmiany biochemiczne w komórkach roślin w warunkach niedoboru Pi

Deficyt fosforu wywołuje szereg zmian biochemicznych ułatwiających przetrwanie roślin.-Typową reakcją jest zwiększenie aktywności błonowych transporterów Pi o wysokim powinowactwie do fosforu (Pht1), nie tylko w korzeniach, ale również w kwiatach i owocach (Żebrowska, Ciereszko 2007). U *A. thaliana* obserwowano wzrost ekspresji genów kodujących cztery transportery z rodziny Pht1 (*Pht1;1 – Pht1;4*) (Raghothama, Karthikeyan 2005; Nussaume i in. 2011). Deficyt fosforu prowadzi do akumulacji w liściach antocyjanów, które zapobiegają fotoinhibicji (Ciereszko 2000; Tran i in. 2010). Następuje także przebudowa błon lipidowych (zwłaszcza w błonie komórkowej i tonoplaście): fosfolipidy zastępowane są sulfolipidami i galaktolipidami (Plaxton, Tran 2011).

Niektóre rośliny zwiększają dostępność Pi w glebie, wydzielając do podłoża kwasy organiczne i protony, które zakwaszają środowisko i uwalniają fosfor z trudno rozpuszczalnych fosforanów glinu, żelaza i wapnia (Ryc. 6.2) (Shane, Lambers 2005). Szczególne zdolności do wydzielania kwasów organicznych mają rośliny wytwarzające korzenie proteoidowe. W warunkach deficytu fosforu obserwowano nawet 40-krotny wzrost wydzielania cytrynianu i jabłczanu (Vance i in. 2003). W uwalnianiu Pi z trudnodostępnych nieorganicznych źródeł uczestniczą również związki fenolowe wydzielane do podłoża przez korzenie roślin (Juszczuk i in. 2004).

Korzenie roślin i mikroorganizmy glebowe mogą wydzielać do podłoża szereg enzymów, które umożliwiają pozyskiwanie Pi z organicznych źródeł (Ryc. 6.2 i 6.4). Szczególną rolę pełnią niespecyficzne kwaśne fosfatazy (fosfomonoesterazy), które są zdolne do hydrolizy różnorodnych estrów fosforanowych (Olczak 1996). Enzymy te są najczęściej glikozylowane, co chroni je przed proteolityczną degradacją i zapewnia wysoką stabilność w podłożu w szerokim zakresie pH (4,0-7,6) i tempe-

ratur (22-48°C) (Tarafdar, Claassen 2005). W warunkach deficytu fosforu, u wielu roślin obserwuje się nawet kilkukrotny wzrost aktywności i sekrecji fosfataz (Żebrowska, Ciereszko 2009; Żebrowska i in. 2012). U mutantów *pup3* (ang. *phosphatase under-producer 3*) *A. thaliana* z obniżonym wydzielaniem fosfataz, obserwowano niższą zawartość Pi w pędach w porównaniu do roślin kontrolnych podczas wzrostu na podłożach z organicznym źródłem fosforu (Tomscha i in. 2004). Niedobór Pi prowadzi do wzrostu ekspresji genów kodujących kwaśne fosfatazy, następnie rośnie aktywność tych enzymów w przestrzeniach ściany komórkowej korzenia i są one uwalniane do podłoża (Haran i in. 2000). Badania własne wskazują, że w korzeniach owsa enzymy te zlokalizowane są głównie na terenie włośników korzeniowych i w wiązkach przewodzących oraz mogą być uwalniane do podłoża (Ryc. 6.3). Badania z zastosowaniem mikromacierzy cDNA wykazały wzrost ekspresji 28 genów kodujących kwaśne fosfatazy u kukurydzy, już po 3 dniach deficytu Pi (Calderon-Vasquez i in. 2008). Najlepiej poznaną grupą niespecyficznych kwaśnych fosfataz są purpurowe kwaśne fosfatazy (PAP). Enzymy te posiadają w centrum aktywnym jony metali (żelaza i cynku lub manganu) i wykazują w roztworze zabarwienie różowe (forma aktywna enzymu) bądź purpurowe (forma nieaktywna). U *A. thaliana*, w warunkach niedoboru fosforu do podłoża, wydzielane są: AtPAP10, AtPAP12 i AtPAP26 (Tran i in. 2010; Robinson i in. 2012). Niektóre purpurowe kwaśne fosfatazy mogą też hydrolizować fitynę w nasionach lub uczestniczyć w usuwaniu reaktywnych form tlenu (Tran i in. 2010).




**Ryc. 6.3.** Wydzielanie kwaśnych fosfataz przez korzenie owsa rosnące przez okres 1 tygodnia na podłożach pełnych, kontrolnych (+P) i bez fosforu (-P)

Całe korzenie (A) i przekroje poprzeczne korzeni (B). Korzenie po inkubacji z fosforanem naftylu i błękitem trwałym (24 godziny inkubacji całych korzeni i 0,5 godziny inkubacji skrawków korzeniowych). Zawartość Pi w korzeniach +P jest ok. 10-krotnie wyższa niż u roślin –P (dane nieopublikowane).

W warunkach niedoboru fosforu, obserwuje się również wzrost aktywności kwaśnych fosfataz wewnątrzkomórkowych, które uczestniczą w remobilizacji Pi, m.in. ze starzejących się organów roślinnych. Kwaśne fosfatazy biorą także udział w podstawowych szlakach metabolicznych w komórkach roślinnych. W warunkach deficytu Pi, fosfataza fosfoenolopirogronianu i fosfataza fruktozo-6-fosforanu umożliwiają uruchomienie alternatywnych (oszczędzających Pi) dróg w glikolizie. Fosfatazy biorą także udział w odtwarzaniu glicyny i seryny bezpośrednio z kwasu 3-fosfoglicerynowego podczas niedoboru Pi i obniżenia poziomu ATP (Olczak 1996).

Niektóre rośliny oraz mikroorganizmy glebowe mogą wydzielać do podłoża fitazy – wyspecjalizowane fosfatazy hydrolizujące kwas fitynowy i jego pochodne. Wydzielanie enzymów degradujących fitynę do podłoża w warunkach niedoboru fosforu, zaobserwowano między innymi u koniczyny, ryżu, czy łubinu (Konietzny, Greiner 2002; Ciereszko 2005; Żebrowska, Ciereszko 2009).

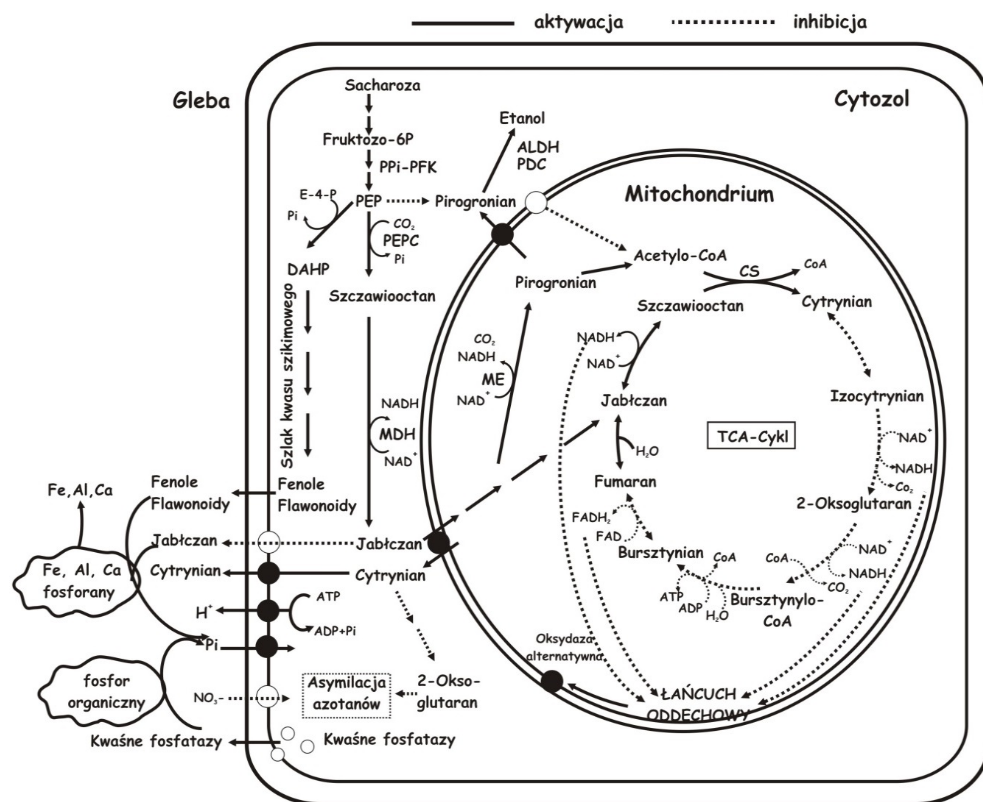
Niektóre rośliny mogą korzystać z fosforu zawartego w kwasach nukleinowych, dzięki wydzielaniu enzymów – nukleaz rozkładających DNA i RNA w szczątkach roślinnych i zwierzęcych. Ponadto, niektóre rośliny mogą rozkładać pozakomórkowe ATP dzięki wydzielaniu apiraz (Ciereszko 2005).

### **6.3.3.** Zmiany fizjologiczne w warunkach niedoboru fosforu

W warunkach niedoboru fosforu rośliny aktywują alternatywne drogi metaboliczne, które umożliwiają oszczędne gospodarowanie brakującym Pi. Ograniczone żywienie fosforowe ma istotny wpływ na intensywność i przebieg fotosyntezy oraz wytwarzanie jej pośrednich i końcowych produktów. Wpływ deficytu Pi na fotosyntezę w dużej mierze zależy od czasu trwania stresu, jak i działania czynników wewnętrznych i zewnętrznych. Wczesny i umiarkowany niedobór fosforu nie wpływa na obniżenie wydajności fotosyntezy, a nawet może zwiększać intensywność tego procesu (Kozłowska-Szerenos i in. 2004). Zahamowanie fotosyntezy związane jest głównie z obniżeniem aktywności wielu enzymów cyklu Calvina, gdyż świetlne reakcje przebiegają bez zakłóceń (Rychter, Rao 2005). Niedobór fosforu ogranicza odtwarzanie RuBP (rybulozo-1,5-bisfosforan) i raczej nie hamuje aktywności Rubisco (Pieters i in. 2001). W warunkach niedoboru Pi, obniża się aktywność kinazy kwasu 3-fosfoglicerynowego, dehydrogenazy aldehydu 3-fosfoglicerynowego czy fosfatazy fruktozo-5-bisfosforanu.

Niedobór Pi sprzyja syntezie skrobi, ponieważ fosforany trioz, powstające w cyklu Calvina, gromadzą się w chloroplastach. Obserwuje się jednocześnie wzrost aktywności enzymów związanych z metabolizmem węglowodanów u roślin: cytoplazmatycznej fosfatazy fruktozo-1,6-bisfosforanu, pirofosforylazy UDP-glukozy

i ADP-glukozy, syntazy sacharozofosforanowej i inwertaz (Ciereszko 2000). Zwiększa się również transport asymilatów do korzeni oraz rośnie aktywność enzymów syntetyzujących sacharozę – zwłaszcza w początkowej fazie deficytu Pi. Z kolei zahamowanie transportu cukrów, obserwowane w późniejszej fazie deficytu fosforu, może być spowodowane ograniczeniem fotosyntezy (Rychter, Rao 2005).




**Ryc. 6.4.** Schemat obrazujący fizjologiczne i biochemiczne przystosowania korzeni do deficytu Pi

Objaśnienia: ALDH – dehydrogenaza alkoholowa, CS – syntaza cytrynianowa, DAHP – fosforan dihydroksyacetonu, E-4-P – erytrozo-4-fosforan, MDH – dehydrogenaza jabłczanowa, ME – enzym jabłczanowy, PDC – kompleks dehydrogenazy pirogronianowej, PEPC – karboksylaza fosfoenolopirogronianu, PPi-PFK – fosfofruktofosfotransferaza zależna od PPi

Źródło: opracowanie własne na podstawie: Neumann G., Romheld V. 2001. The release of root exudates as affected by the plant's physiological status [W] Pinton i in. (red.), The rhizosphere. Biochemistry and organic substances at soil-plant. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, 41-93.

Rozkład fosfoglikolanu w procesie fotooddychania również uczestniczy w odtwarzaniu Pi w warunkach deficytu fosforu (Kozłowska-Szerenos i in. 2004). W warunkach niedoboru fosforu uruchamiana jest również alternatywna droga

glikolizy, umożliwiająca odzyskiwanie Pi, dzięki aktywności fosfofruktofosfotransferazy zależnej od pirofosforanu (zastępującej fosfofruktokinazę zależną od ATP) (Ryc. 6.4). Niedobór Pi aktywuje również niefosforylującą, cyjanoodporną drogę transportu elektronów (Rychter, Rao 2005; Plaxton, Tran 2011). Reakcje katalizowane przez karboksylazę PEP i przemiany PEP, prowadzące do syntezy aminokwasów także odpowiadają za odzyskiwanie Pi (Ryc. 6.4) (Kondracka, Rychter 1997).

## **6.4.** Molekularne podłoże odpowiedzi roślin na niedobór fosforanów

Badania z użyciem technik biologii molekularnej w ostatnich latach pozwoliły na identyfikację szeregu genów uczestniczących w odpowiedzi roślin na niedobór Pi w podłożu.

Już po kilku godzinach braku Pi, aktywowane są tzw. „wczesne geny" – związane z niespecyficzną reakcją roślin na czynnik stresowy, a następnie tzw. „późne geny" – związane z reakcją roślin na niedobór fosforu (ujawniają się po ok. 28 godzinach i później) (Hammond i in. 2004). Wykazano, że w warunkach niedoboru Pi, spośród prawie 23 tysięcy przebadanych genów *A. thaliana*, ponad 600 ulega indukcji, a ok. 250 represji, przy czym zmiany te w większym stopniu dotyczą pędów niż korzeni (Misson i in. 2005). Następuje wzrost ekspresji genów związanych z ogólną odpowiedzią roślin na stres, między innymi genów odporności na patogeny czy genów związanych ze stresem oksydacyjnym (Misson i in. 2005; Morcuende i in. 2007; Calderon-Vazquez i in. 2008). Bardzo szybko są aktywowane również geny kodujące enzymy, które uczestniczą w syntezie galaktolipidów w błonach oraz geny regulujące przebudowę architektury systemu korzeniowego. Równocześnie hamowana jest ekspresja, między innymi genów kodujących enzymy związane z asymilacją azotu (syntetaza glutaminy i syntaza glutaminianowa) i biosyntezą fosfolipidów, kodujących podjednostki fotosystemów czy przenośniki w fotosyntetycznym lub mitochondrialnym łańcuchu transportu elektronów (Misson i in. 2005; Morcuende i in. 2007). Geny „późnej" odpowiedzi roślin, specyficznie reagujące na niedobór Pi, obejmują m.in.: geny kodujące karboksylazę pirogronianową i dehydrogenazę pirogronianową – enzymy uczestniczące w syntezie kwasów organicznych, geny kodujące enzymy związane z remobilizacją Pi (fosfatazy i nukleazy), transportem Pi, biosyntezą antocyjanów i modyfikacją architektury korzeni (Misson i in. 2005; Calderon-Vazquez i in. 2008).

### **6.4.1.** Percepcja i transdukcja sygnału o niedoborze fosforanów

Aklimatyzacja roślin do niedoboru Pi jest możliwa dzięki istnieniu złożonej sieci sygnałowej, obejmującej zarówno reakcje lokalne (percepcja sygnału o zawartości Pi w podłożu), jak i systemiczne (zawartość Pi w całej roślinie). Badania prowadzone na *A. thaliana* wykazały, że ok. 70% genów związanych z odpowiedzią roślin na niedobór Pi jest regulowana lokalną dostępnością fosforu w podłożu (Thibaud i in. 2010; Abel 2011). Geny związane z reakcją na stres, odpowiedzią hormonalną czy kontrolujące przebudowę architektury korzeni, regulowane są na poziomie lokalnym. Z drugiej strony, geny związane z pobieraniem Pi czy metabolizmem lipidów są regulowane systemicznie (Thibaud i in. 2010; Chiou, Lin 2011). Badania ostatnich lat wskazują, że w przekazywanie sygnału o niedoborze fosforu najprawdopodobniej zaangażowane są: hormony, mikroRNA, cukry, a także Pi, które mogą działać lokalnie i/lub systemicznie, wywołując odpowiedź w całej roślinie (Liu, Vance 2010; Chiou, Lin 2011). W warunkach niedoboru fosforu u *A. thaliana*, indukowanych jest szereg cząsteczek mikroRNA (Chiou, Lin 2011). Wykazano, że miRNA399 podczas deficytu Pi oddziałuje z czynnikiem transkrypcyjnym PHR1, hamując ekspresję genu kodującego koniugazę E2 ubikwitynową (ang. *ubiquitin E2 conjugase*), powodując w efekcie akumulację fosforu; miRNA399 może również pełnić rolę długodystansowej cząsteczki sygnałowej w warunkach deficytu Pi, która (wraz z cukrami) transportowana jest floemem z pędów do korzeni (Liu, Vance 2010).

## **6.5.** Podsumowanie

Deficyt łatwo przyswajalnych przez rośliny form fosforu w glebie jest zjawiskiem powszechnym i powoduje znaczne obniżenie plonów. Przystosowania roślin do tych stresowych warunków związane są głównie ze zwiększeniem dostępności, pobierania oraz wykorzystania Pi. Reakcje te zostały dość dobrze poznane u roślin modelowych. W ostatnich latach intensywnie badane jest molekularne podłoże tych zmian, a zwłaszcza percepcja i transdukcja sygnału o niedoborze Pi.

### Podziękowania

Projekt został sfinansowany ze środków Narodowego Centrum Nauki przyznanych na podstawie decyzji numer DEC-2012/07/N/NZ9/00972.

## Literatura


Abel S. 2011. Phosphate sensing in root development. Curr. Opin. Plant Biol., 14: 303-309.

Bucher M. 2007. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. New Phytol., 173: 11-26.

Calderon-Vazquez C., Ibarra-Laclette E., Caballero-Perez J., Herrera-Estrella L. 2008. Transcript profiling of *Zea mays* roots reveals gene responses to phosphate deficiency at the plant- and species-specific levels. J. Exp. Bot., 59: 2479-2497.

Chiera J., Thomas J., Rufty T. 2002. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. J. Exp. Bot., 53: 473-481.

Chiou T. J., Lin S.I. 2011. Signaling network in sensing phosphate availability in plants. Annu. Rev. Plant. Biol., 62: 185-206.

Ciereszko I. 2000. Wzrost i metabolizm roślin w warunkach niedoboru fosforu. Kosmos, 49: 179-189.

Ciereszko I. 2005. Czy można usprawnić pobieranie fosforanów przez rośliny? Kosmos, 269: 391-400.

Cordell D., Drangert J.-O., White S. 2009. The story of phosphorus: global food security and food for thought. Global Environ. Change, 19: 292-305.

Fan M. S., Zhu J. M., Richards C., Brown K. M., Lynch J. P. 2003. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. Funct. Plant Biol., 30: 493-506.

Grossman A. R., Gonzalez-Ballester D., Shibagaki N., Pootakham W., Moseley J. 2010. Vegetation of early stages of succession on sandy post-cultivated lands – selected examples. [W:] Pareek i in. (red.), Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation. Springer, Dordrecht, 307-348.

Hammond J. P., Broadley M. R., White P. J. 2004. Genetic responses to phosphorus deficiency. Ann. Bot., 94: 323-332.

Haran S., Logendra S., Seskar M., Bratanova M., Raskin I. 2000. Characterization of *Arabidopsis* acid phosphatase promoter and regulation of acid phosphatase expression. Plant Physiol., 124: 615-626.

Juszczuk I., Wiktorowska A., Malusa E., Rychter A. 2004. Changes in the concentration of phenolic compounds and exudation induced by phosphate deficiency in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). Plant Soil, 267: 41-49.

Kondracka A., Rychter A. M. 1997. The role of Pi recycling processes during photosynthesis in phosphate-deficient bean plants. J. Exp. Bot., 48: 1461-1468.

Konietzny U., Greiner R. 2002. Molecular and catalytic properties of phytate-degrading enzymes (phytases). Int. J. Food Sci. Tech., 37: 791-812.

Kozłowska-Szerenos B., Bialuk I., Maleszewski S. 2004. Enhancement of photosynthetic $O_2$ evolution in *Chlorella vulgaris* under high light and increased $CO_2$ concentration as a sign of acclimation to phosphate deficiency. Plant Physiol. Biochem., 42: 403-409.

Lityński T., Jurkowska H. 1982. Żyzność gleby i odżywianie się roślin. PWN, Warszawa.

Liu J., Vance C. P. 2010. Crucial roles of sucrose and microRNA399 in systemic signaling of P deficiency: a tale of two team players? Plant Signal. Beh., 5: 1556-1560.

Lynch J. P. 2011. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. Plant Physiol., 156: 1041-1049.

Łukaszuk E., Ciereszko I. 2011. Mechanizmy dostosowawcze roślin do warunków niedoboru fosforu. Post. Nauk Roln., 3: 33-46.

Ma Z., Baskin T. I., Brown K. M., Lynch J. P. 2003. Regulation of root elongation under phosphorus stress involves changes in ethylene responsiveness. Plant Physiol., 131: 1381-1390.

Misson J., Raghothama K. G., Jain A., Jouhet J., Block M. A., Bligny R., Ortet P., Creff A., Somerville S., Rolland N., Doumas P., Nacry P., Herrerra-Estrella L., Nussaume L., Thibaud M.C. 2005. A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 102: 11934-11939.

Morcuende R., Bari R., Gibon Y., Zheng W., Pant B. D., Blasing O., Usadel B., Czechowski T., Udvardi M. K., Stitt M., Scheible W. R. 2007. Genome-wide reprogramming of metabolism and regulatory networks of *Arabidopsis* in response to phosphorus. Plant Cell. Environ., 30: 85-112.

Neumann G., Romheld V. 2001. The release of root exudates as affected by the plant's physiological status [W:] Pinton i in. (red.), The rhizosphere. Biochemistry and organic substances at soil-plant. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, 41-93.

Nussaume L., Kanno S., Javot H., Nakanishi T. M., Thibaud M.-C. 2011. Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. Front. Plant Sci., 2: 1-12.

Olczak M. 1996. Kwaśne fosfatazy roślin wyższych. Wiad. Bot., 40: 39-51.

Peret B., Clement M., Nussaume L., Desnos T. 2011. Root developmental adaptation to phosphate starvation: better safe than sorry. Trends Plant Sci., 16: 442-450.

Pieters A. J., Paul M. J., Lawlor D. W. 2001. Low sink demand limits photosynthesis under P(i) deficiency. J. Exp. Bot., 52: 1083-1091.

Plaxton W. C., Tran H. T. 2011. Metabolic adaptations of phosphate-starved plants. Plant Physiol., 156: 1006-1015.

Raghothama K. G., Karthikeyan A. S. 2005. Phosphate acquisition. Plant Soil, 274: 37-49.

Rausch C., Bucher M. 2002. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. Planta, 216: 23-37.

Robinson W. D., Park J., Tran H. T., Del Vecchio H. A., Ying S., Zins J. L., Patel K., McKnight T. D., Plaxton W. C. 2012. The secreted purple acid phosphatase isozymes AtPAP12 and AtPAP26 play a pivotal role in extracellular phosphate-scavenging by *Arabidopsis thaliana*. J. Exp. Bot., 63: 6531-6542.

Rychter A. M., Rao I. M. 2005. Role of phosphorus in photosynthetic carbon metabolism. [W:] Pessarakli M. (red.), Handbook of photosynthesis. Marcel Dekker, Inc., New York. 123-148.

Sanchez-Calderon L., Chacon-Lopez A., Alatorre-Cobos F., Leyva-Gonzalez M. A., Herrera-Estrella L. 2011. Sensing and signaling of $PO_4^{3-}$. [W:] Geisler M., Venema K. (red.), Transporters pumps plant signaling. Springer, Heidelberg, Dordrecht, London, New York., 191-224.

Shane M. W., Lambers H. 2005. Cluster roots: A curiosity in context. Plant Soil, 274: 101-125.

Svistoonoff S., Creff A., Reymond M., Sigoillot-Claude C., Ricaud L., Blanchet A., Nussaume L., Desnos T. 2007. Root tip contact with low-phosphate media reprograms plant root architecture. Nat. Genet., 39: 792-796.

Tarafdar J. C., Claassen N. 2005. Preferential utilization of organic and inorganic sources of phosphorus by wheat plant. Plant Soil, 275: 285-293.

Thibaud M. C., Arrighi J. F., Bayle V., Chiarenza S., Creff A., Bustos R., Paz-Ares J., Poirier Y., Nussaume L. 2010. Dissection of local and systemic transcriptional responses to phosphate starvation in *Arabidopsis*. Plant J., 64: 775-789.

Tomscha J. L., Trull M. C., Deikman J., Lynch J. P., Guiltinan M.J. 2004. Phosphatase under-producer mutants have altered phosphorus relations. Plant Physiol., 135: 334-345.

Tran H. T., Hurley B. A., Plaxton W. C. 2010. Feeding hungry plants: the role of purple acid phosphatases in phosphate nutrition. Plant Sci., 179: 14-27.

Vance C. P., Uhde-Stone C., Allan D. L. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. New Phytol., 157: 423-447.

Żebrowska E., Bujnowska E., Ciereszko I. 2012. Differential responses of oat cultivars to phosphate deprivation: plant growth and acid phosphatase activities. Acta Physiol. Plant., 34: 1251-1260.

Żebrowska E., Ciereszko I. 2007. Pobieranie i transport fosforanów w komórkach roślin wyższych. Post. Biol. Kom., 34: 583-599.

Żebrowska E., Ciereszko I. 2009. Udział kwaśnych fosfataz w gospodarce fosforanowej komórek roślinnych. Post. Biol. Kom., 36: 583-599.

# 7 Fitoremediacja – alternatywa na czyste środowisko

Alicja **Piotrowska-Niczyporuk** / Andrzej **Bajguz**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii,
Zakład Biochemii Roślin i Toksykologii

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: alicjap@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Postęp przemysłowy i cywilizacyjny, oprócz bezsprzecznych korzyści, niesie za sobą degradację środowiska. Obiecujące możliwości w procesach remediacji – usuwania różnego rodzaju zanieczyszczeń z atmosfery, gleby i wody daje zastosowanie roślin. W fitoremediacji wykorzystuje się naturalną zdolność wybranych gatunków roślin do wzrostu i rozwoju w ekosystemach skażonych substancjami organicznymi i nieorganicznymi, a także ich pobierania i detoksykacji. Naturalne fitoremediatory powinny charakteryzować się rozwiniętym systemem korzeniowym, szybkim wzrostem, dużą produkcją biomasy, tolerancją na skażenia oraz zdolnością akumulowania kilku zanieczyszczeń jednocześnie. Ze względu na sposób, w jaki rośliny wpływają na oczyszczanie skażonych ekosystemów, wyróżnia się główne techniki fitoremediacji: fitoekstrakcję, fitodegradację, fitostabilizację, fitoewaporację i ryzofiltrację. W rzeczywistości jednak mechanizmy usuwania czy detoksykacji zanieczyszczeń są bardziej złożone i często wynikają z połączenia różnego rodzaju metod. Fitoremediacja – jak każda metoda – posiada niewątpliwe zalety, jak również pewne ograniczenia, ale generalnie uważana jest za metodę przyjazną środowisku, tanią, mało inwazyjną i akceptowalną społecznie. Technika ta jest powszechnie postrzegana jako alternatywa dla ingerujących w środowisko metod fizyko-chemicznych, które mogą przyczyniać się do wtórnych zanieczyszczeń gleby, wody oraz powietrza. Fitoremediacja znajduje szerokie zastosowanie na zdegradowanych terenach poprzemysłowych, gdzie pomaga przywrócić je do takiego stanu, aby mogły być użytkowane jako obszary rekreacyjne lub mieszkalne.

**Słowa kluczowe**: fitoekstrakcja, fitodegradacja, fitostabilizacja, fitoewaporacja, ryzofiltracja

## 7.1. Wstęp

Dokonujący się na przestrzeni ostatniego stulecia rozwój przemysłu i rolnictwa spowodował niekorzystne zmiany w środowisku przyrodniczym. Skażona gleba, woda i powietrze stanowią poważne zagrożenie dla zdrowia człowieka, jak również powodują zachwianie równowagi pomiędzy populacjami organizmów żywych zajmujących dane siedlisko. Dlatego bardzo ważne jest poszukiwanie nowych rozwiązań oczyszczania zagrożonych ekosystemów, spośród których coraz większego znaczenia nabierają metody biologiczne. Badania naukowe wykazały, że pewne gatunki roślin, dzięki swoim specyficznym cechom, posiadają zdolność pobierania i degradacji ksenobiotyków zanieczyszczających środowisko. Poprzez aktywny wpływ na zachodzące w naturze procesy fizyczne, chemiczne i biologiczne, zmieniają je tak, aby umożliwić przebieg własnego cyklu życiowego. Co więcej, rośliny te wyposażone w mechanizmy obronne, pobierając, metabolizując i/lub koncentrując we własnych tkankach substancje toksyczne, oczyszczają środowisko (Marecik i in. 2006; Grobelak i in. 2010).

## 7.2. Fitoremediacja i jej zastosowanie

Termin fitoremediacja stanowi połączenie słów – języka greckiego: *phyton,* oznaczającego „roślinę" i łacińskiego: *remediare*, odnoszącego się do czasownika „naprawiać" (Raskin i in. 1994). Fitoremediacja polega na zastosowaniu w skażonym środowisku roślin zdolnych do wzrostu i oddziaływania na zachodzące w nim: biologiczne, chemiczne oraz fizyczne procesy, by w efekcie przyczynić się do usunięcia ksenobiotyków z układu biologicznego (Meagher 2000).

Rośliny wykorzystywane w tej metodzie oczyszczania środowiska powinny charakteryzować się tolerancją na duże stężenia ksenobiotyków, wysokim stopniem akumulacji lub biodegradacji zanieczyszczeń (nawet przy relatywnie niskim poziomie skażenia), zdolnością do akumulacji kilku zanieczyszczeń jednocześnie, szybkim wzrostem, dużą produkcją biomasy, odpornością na choroby i szkodniki, a także trudne warunki środowiskowe. Niektóre rośliny charakteryzują się zdolnością do akumulacji zanieczyszczeń, wbudowując je w strukturę własnych komórek, inne mogą pobierać i metabolizować toksyny jako naturalny efekt przystosowania się do trudnych warunków bytowania w skażonym środowisku. Poprzez substancje wydzielane przez korzenie, rośliny mogą również powodować unieruchomienie

ksenobiotyków i ograniczać ich migrację w środowisku (Marecik i in. 2006; Ali i in. 2013).

Idea użycia roślin do ograniczenia zanieczyszczeń w środowisku była znana od dawna i trudno przypisać jej konkretną datę implementacji czy też pochodzenie. Pierwsze udane próby wykorzystania fitoremediacji do rolniczego zagospodarowania ścieków komunalnych miały miejsce w Niemczech już na początku XIX wieku. Od dawna doceniana jest także rola roślin w oczyszczaniu powietrza wielkich aglomeracji miejskich, chociaż największe zainteresowanie tą metodą i pierwsze wdrożenia zostały podjęte dopiero na początku lat osiemdziesiątych ubiegłego wieku (Raskin i in. 1994).

Fitoremediacja znalazła zastosowanie w dwóch obszarach. Pierwszym są zdegradowane tereny poprzemysłowe, a celem fitoremediacji jest ich przywrócenie do stanu bezpiecznego w zagospodarowaniu tak, aby mogły być użytkowane jako tereny rekreacyjne, handlowe, a nawet mieszkalne. Fitoremediacja terenów poprzemysłowych opiera się przede wszystkim na roślinach jednorocznych, tolerancyjnych na zanieczyszczenia, których coroczna uprawa pozwala na uzyskanie dużej biomasy, a tym samym wysokiego stopnia efektywności oczyszczania środowiska (Wójcik 2000; Wong 2003).

Drugim i bardzo przyszłościowym obszarem zastosowania fitoremediacji są tereny w sąsiedztwie tras komunikacyjnych, gdzie fitoremediacja powinna być procesem ciągłym, na bieżąco usuwającym zanieczyszczenia. W otoczeniu tras komunikacyjnych skażone jest bowiem i powietrze, i gleba oraz spływająca z jezdni i chodników woda. Ten dział fitoremediacji opiera się na zastosowaniu tolerujących zanieczyszczenia roślin wieloletnich. Należą do nich przede wszystkim drzewa posiadające dużą powierzchnię gromadzącą zanieczyszczenia zawarte w powietrzu (Schepers i in. 2005; Doty i in. 2007).

W Polsce, na początku lat dziewięćdziesiątych ubiegłego wieku, powstało kilkanaście oczyszczalni wykorzystujących techniki fitoremediacyjne do oczyszczania ścieków, także tych, których skład i objętość w różnych okresach użytkowania ulega znacznym wahaniom. Stosowano je także do usuwania zanieczyszczeń z terenów sąsiadujących z wielkimi zakładami przemysłowymi, np. z hutą cynku „Waryński" na Górnym Śląsku. Za pomocą *Brassica juncea* (L.) Czern., przeprowadzono fitoremediację metali ciężkich, indukowaną dodatkiem związków chelatujących na obszarze 1 ha, a na terenie Górnego Śląska obecnie trwają prace z wykorzystaniem tej metody do oczyszczania hałd przemysłowych (Zemleduch, Tomaszewska 2007a).

## 7.3. Techniki fitoremediacji

Ze względu na sposób, w jaki rośliny wpływają na oczyszczanie skażonych ekosystemów, wyróżnia się następujące rodzaje fitoremediacji: fitoekstrakcję, fitostabilizację, fitodegradację, fitoewaporację, ryzofiltrację. W praktyce jednak mechanizmy usuwania poszczególnych zanieczyszczeń są bardziej złożone i często wynikają z połączenia różnych, wymienionych uprzednio metod (Marecik i in. 2006; Henry i in. 2013).

### 7.3.1. Fitoekstrakcja

Fitoekstrakcja jest techniką najczęściej stosowaną w oczyszczaniu gleb i osadów skażonych metalami ciężkimi i materiałami radioaktywnymi (Ali i in. 2013). W metodzie tej wykorzystuje się rośliny zdolne do pobierania dużej ilości ksenobiotyków z podłoża, które są następnie transportowane do poszczególnych tkanek rośliny, gdzie ulegają koncentracji i akumulacji. Po zakończeniu okresu wegetacyjnego, rośliny te zbiera się z oczyszczonej powierzchni za pomocą typowych maszyn rolniczych, a następnie poddaje się procesom termicznym, fizycznym, chemicznym lub mikrobiologicznym. Przykładem wykorzystania tej metody może być *Thlaspi caerulescens* (L.) gromadzący aż 51600 mg cynku w 1 kg suchej masy nadziemnych części rośliny (Lorestani i in. 2012).

Wyróżnia się dwa kierunki działań fitoekstrakcyjnych: fitoekstrakcję wspomaganą i ciągłą. Idea fitoekstrakcji wspomaganej polega na dodaniu syntetycznych substancji chelatujących do gleby (np. EDTA), które zwiększają ilość pobieranych przez rośliny metali ciężkich, głównie ołowiu i miedzi (Gupta i in. 2013; Kambhampati, Vu 2013). Z kolei w procesie fitoekstrakcji ciągłej, zastosowanie znajdują rośliny hiperakumulatorowe, czyli gatunki akumulujące metale ciężkie, gromadzące w tkankach ponadprogową ilość metali (Tab. 7.1), często przewyższającą ich stężenie w glebie (Baker, Brooks 1989).

W ostatnich latach fitoekstrakcja jest jednym z najbardziej intensywnie rozwijających się działów biotechnologii środowiskowej i jedyną metodą *in situ* usuwającą metale ciężkie z gleby. W trakcie poszukiwań i selekcji odpowiednich genotypów uprawnych, najwięcej taksonów znaleziono wśród roślin z rodziny kapustnych (*Brassicaceae*), traw (*Poaceae*) oraz motylkowych (*Papilionaceae*). Na szczególną uwagę zasługuje *Brassica juncea*, którą jako pierwszą zastosowano w skali produkcyjnej do oczyszczania skażonego rtęcią stanowiska po byłej fabryce lamp (Chigbo, Batty 2013). Wadą tej rośliny, jak również niewiele jej ustępującej *Sinapis alba* (L.), jest konieczność zbioru w stanie świeżym, co stwarza poważne problemy z utyliza-

cją uzyskanej biomasy. Pozostawione na polu resztki stanowią bowiem źródło wtórnej emisji substancji toksycznych (Szczygłowska i in. 2011).

**Tabela 7.1.** Przykłady hiperakumulatorów

| Pierwiastek | Gatunek rośliny | Zawartość metalu (mg/kg) |
|---|---|---|
| Cynk (Zn) | *Thlaspi caerulescens* (L.) | 39 600 |
| Kadm (Cd) | *Thlaspi caerulescens* (L.) | 1 800 |
| Nikiel (Ni) | *Alyssum bertolonii* (Desv.) | 13 400 |
| Selen (Se) | *Astragalus racemosus* (Jones) | 14 900 |
| Tall (Tl) | *Iberis intermedia* (Guers.) | 3 070 |
| Miedź (Cu) | *Ipomoea alpina* (Rendle) | 12 300 |
| Kobalt (Co) | *Haumaniasrtum robertii* (Robyns) | 10 200 |
| Arsen (As) | *Pteris vittata* (L.) | 27 000 |

Źródło: Grobelak i in. 2010. Fitoremediacja – niedoceniony potencjał roślin w oczyszczaniu środowiska. J. Ecol. Health, 14: 276-280.

W rodzinie traw najbardziej przydatna w procesie fitoekstrakcji jest powszechnie uprawiana *Zea mays* (L.). Inne gatunki i odmiany z tej rodziny pochodzą z rodzajów: *Festuca, Agrostis* oraz *Lolium.* Jednak w porównaniu z *Z. mays*, akumulują znacznie mniejszą biomasę i chociaż koszt ich uprawy jest dużo niższy, wymagają dalszego doskonalenia w drodze selekcji i hodowli, aby mogły być odpowiednio wykorzystane. Godnym zainteresowania wariantem fitoekstrakcji jest wykorzystanie *Agropyron repens (L.)*, który w częściach podziemnych gromadzi największe ilości substancji toksycznych zawartych w glebie. Wśród roślin z rodziny motylkowych najwyżej ocenianymi fitoremediantami są: *Vicia* sp., *Pisum sativum* (L.) i *Lupinus* sp. (Ali i in. 2013).

Prowadzone są również badania nad wykorzystaniem w procesie fitoekstrakcji innych roślin, nie przejawiających zdolności hiperakumulacji, wśród których na uwagę zasługują niektóre gatunki zbóż oraz drzew. Rośliny te, ze względu na dużą biomasę, potrafią zakumulować w swoich tkankach ilości metali ciężkich porównywalne z wielkościami gromadzonymi przez hiperakumulatory (Greger, Landberg 1999; Burken i in. 2011). W fitoekstrakcji metali ciężkich ze środowiska wodnego z powodzeniem może również być wykorzystywana *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. z rodziny Lemnaceae (Piotrowska i in. 2009, 2010).

Na uwagę zasługuje też, podjęta w ostatnich latach, fitoekstrakcja zanieczyszczeń zawartych w powietrzu. Przy pomocy roślin można oczyścić powietrze nie tylko z $CO_2$, ale także z bardzo wielu szkodliwych gazów nieorganicznych (np. z $NO_2$, $SO_2$, $O_3$, $Cl_2$). Sadzenie drzew i krzewów w miastach i wzdłuż autostrad to jeden ze sposobów na nieustanną filtrację powietrza. Średniej wielkości drzewo usuwa rocznie około 13 kg $CO_2$ i wydziela około 6 kg tlenu, co jest ilością wystarczającą do uzupełnienia zapotrzebowania na tlen 4-osobowej rodziny (Morikawa, Erkin 2003).

Powietrze na terenach zurbanizowanych jest także skażone $NO_2$, który jest emitowany przez pojazdy mechaniczne. Gaz ten powoduje poważne uszkodzenia płuc, zwłaszcza u dzieci, oraz zwiększa wrażliwość układu oddechowego na choroby wirusowe. Wśród gatunków drzewiastych występujących w Polsce, najwięcej $NO_2$ pobiera *Populus nigra* (L.) – 5,14%, *Magnolia kobus* (DC.) – 4,92% i *Robinia pseudoacacia* (L.) – 4,73%. Wśród zielonych roślin ozdobnych na uwagę zasługują: *Carthamus sp., Chrysanthemum sp., Cosmos sp., Matthiola incana* (L.), *Impatien sp.* i *Petunia sp.* Gatunki roślin drzewiastych i bylin odznaczających się tą zdolnością powinny być polecane w propozycjach obsadzeń skrzyżowań i planowanego systemu autostrad (Morikawa, Erkin 2003).

### **7.3.2.** Fitostabilizacja

W przeciwieństwie do fitoekstrakcji, fitostabilizacja nie wiąże się z usuwaniem metali, ale z ich zatrzymywaniem w glebie przez adsorpcję i akumulację w korzeniach, adsorpcję na powierzchni korzeni lub precypitację w strefie ryzosfery, redukując w ten sposób zagrożenie dla środowiska. Fitostabilizacja polega na zasiedlaniu terenów skażonych przez rośliny tolerujące wysokie stężenia metali oraz na zapobieganiu rozprzestrzeniania się zanieczyszczeń w środowisku (Mendez, Maier 2008; Grobelak i in. 2010).

Gatunki roślin stosowane do fitostabilizacji obniżają bioprzyswajalność substancji toksycznych w glebie poprzez wydzielanie związków do ryzosfery. Eksudaty korzeniowe (np. związki fenolowe, kwasy organiczne) reagują z jonami metali i wytrącają je w postaci nierozpuszczalnych soli. Następnie wiążą je w ścianie komórkowej i gromadzą w apoplaście oraz w wakuolach (Marecik i in. 2006).

Do technik fitostabilizacji pożądane są rośliny, które charakteryzują się wykształconą odpornością na metale, szybkim tempem wzrostu, wydzielaniem eksudatów korzeniowych do ryzosfery, dużą zdolnością akumulowania metali w korzeniach z ograniczeniem transportu i akumulacji toksyn w pędach. Techniki te powinny zmierzać do stabilizacji podłoża zwałowisk i innych stanowisk poprzemysłowych, ograniczać biodostępność metali i minimalizować przedostawanie się ich

do łańcucha pokarmowego (Wong 2003). Do fitostabilizacji wykorzystane są m.in.: *Festuca rubra* (L.), *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Sesbania rostrata* (Bremek. & Oberm.), *Typha latifolia* (L.). Fitostabilizacja stosowana jest na terenach dawnych kopalń odkrywkowych, składowisk odpadów i osadów z oczyszczalni ścieków, pasów zieleni wokół zakładów przemysłowych i obszarów intensywnej działalności gospodarczej człowieka (Zemleduch, Tomaszewska 2007a; Alkorta i in. 2010; Grobelak i in. 2010).

### **7.3.3.** Fitodegradacja

Fitodegradacja jest sposobem oczyszczania środowiska zanieczyszczonego związkami organicznymi za pomocą roślin i mikroorganizmów ryzosfery poprzez pobieranie i przekształcanie związków toksycznych za pomocą endogennych enzymów (nitroreduktazy, fosfatazy, laktazy, dehalogenazy, nitrylazy, peroksydazy) w formy nietoksyczne i wbudowanie ich w tkanki, akumulowanie bądź rozkładanie do $CO_2$ i $H_2O$ (Subramanian i in. 2006, Hannink i in. 2001).

Metoda fitodegradacji znalazła zastosowanie w usuwaniu różnych zanieczyszczeń organicznych z gleby, osadów, a także wód gruntowych i powierzchniowych. Do ksenobiotyków organicznych łatwo degradowanych tą metodą zalicza się m.in.: węglowodory C1-C15, alkohole, fenole, aminy, kwasy i estry. Przykłady roślin wykorzystywanych w tej technice to: *Solanum tuberosum* (L.), *Raphanus sativus* (L.) czy *Populus* sp. (Wójcik 2000; Garbisu, Alkorta 2001).

Zdolność pobierania ksenobiotyków z podłoża zależy nie tylko od gatunku rośliny i wielkości transpiracji, ale przede wszystkim od fizykochemicznych właściwości samych zanieczyszczeń, takich jak: rozpuszczalność, prężność par, masa cząsteczkowa. Najważniejszym czynnikiem jest biodostępność ksenobiotyku, którą często wyraża się w postaci współczynnika podziału pomiędzy oktanol i wodę. Parametr ten jest bezpośrednio związany z białkowo-lipidową budową membran cytoplazmatycznych. Do substancji najlepiej pobieranych przez rośliny należą umiarkowanie hydrofilowe związki. Związki lipofilne ulegają zbyt silnej sorpcji na powierzchni korzeni i w glebie, by mogły być pobierane i transportowane przez rośliny. Również związki chemiczne bardzo dobrze rozpuszczalne w wodzie posiadają ograniczoną dostępność dla roślin, ponieważ są zbyt słabo sorbowane przez korzenie (Rupassara i in. 2002).

### **7.3.4.** Fitoewaporacja

Zjawisko fitoewaporacji polega na pobieraniu przez rośliny zanieczyszczeń, ich transpiracji, a następnie odparowaniu w zmodyfikowanej formie. Proces ten jest wykorzystywany przede wszystkim do oczyszczania środowiska wodnego oraz gleb skażonych selenem, rtęcią lub arsenem. Fitoewaporacji mogą też ulegać niektóre związki organiczne, takie jak trójchloroetylen, benzen, nitrobenzen, fenol czy atrazyna (Marecik i in. 2006).

Remediacja środowiska skażonego selenem jest najlepiej poznanym przykładem fitoewaporacji. Selen skażający środowisko występuje najczęściej w postaci selenianu ($SeO_4^{2-}$), selenitu ($SeO_3^{2-}$) oraz rzadziej w formie organicznej, selenometioniny. Szybkość pobierania selenu z podłoża zależy zarówno od jego chemicznej formy, jak i innych czynników, takich jak stężenie $SO_4^{2-}$, który jest jonem współzawodniczącym, oraz poziomu glutationu i *O*-acetyloseryny w komórkach roślin. Pobrany selen, na drodze reakcji enzymatycznych w chloroplastach, przy udziale m.in. ATP sulfurylazy, APS reduktazy, reduktazy glutationowej, reduktazy siarczynowej i hydrolazy *S*-metylometioninowej, jest redukowany do dimetyloselenidu (DMSe) lub dimetylodiselenidu (DMDSe) i uwalniany do atmosfery. Obie metylowane formy selenu (DMSe i DMDSe) odznaczają się od 500 do 700 razy mniejszą toksycznością aniżeli selen w formie nieorganicznej (Pilon-Smits, LeDuc 2009; El Mehdawi, Pilon-Smits 2012).

### **7.3.5.** Ryzofiltracja

Proces ryzofiltracji polega na zdolności wybranych gatunków roślin do absorpcji i adsorpcji zanieczyszczeń z wody i ścieków przez ich korzenie. Metoda ta może być wykorzystana do usuwania jonów metali ciężkich oraz pierwiastków radioaktywnych, występujących w stosunkowo niskich stężeniach w środowiskach wodnych. Spośród wszystkich metali ciężkich, za pomocą ryzofiltracji, najefektywniej usuwany jest ołów. Procesy ryzofiltracji nie wymagają aktywnego układu biologicznego i zachodzą również na martwej tkance korzeniowej (Islam i in. 2013).

Opracowano różne warianty techniczne ryzofiltracji, począwszy od mat pływających po powierzchni i utrzymujących korzenie roślin w wodzie (*Helianthus* sp.), przez rośliny wodne, takie jak: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha laifolia* (L.), *Eichhornia crassipes* (Mart.) Raf., *Lemna minor* (L.) (Zemleduch, Tomaszewska 2007a; Lee, Yang 2010).

Mimo, że środowisko wodne jest naturalnym siedliskiem roślin stosowanych w procesie ryzofiltracji, coraz większą uwagę zwraca się na możliwość wykorzysta-

nia do tego celu także roślin lądowych. Rośliny hodowane w kulturach hydroponicznych i aeroponicznych odznaczają się bowiem znacznie lepszą efektywnością w usuwaniu zanieczyszczeń aniżeli rośliny wodne (Fine i in. 2013).

## **7.4.** Zalety i wady fitoremediacji

Rośliny, jako żywe organizmy, wymagają odpowiednich warunków wzrostu i rozwoju, co może być przyczyną pewnych ograniczeń w stosowaniu fitoremediacji.

**Tabela 7.2.** Zalety i wady stosowania fitoremediacji

| Korzyści | Słabe strony |
|---|---|
| 1. Metoda może być wykorzystywana do usuwania ze środowiska zanieczyszczeń organicznych i nieorganicznych | 1. Efektywność fitoremediacji jest limitowana przez głębokość penetracji korzeni stosowanych w niej roślin oraz dostępność zanieczyszczeń |
| 2. Redukuje ilość składowanych odpadów | 2. Stosunkowo długi czas oczyszczania środowiska |
| 3. Nie wymaga stosowania drogich, skomplikowanych urządzeń i wyspecjalizowanego personelu | 3. Zakres stosowania jest ograniczony do terenów o niskim i średnim poziomie zanieczyszczeń oraz zasięgu systemu korzeniowego roślin |
| 4. Jest stosowana *in situ*, dzięki czemu korzystnie wpływa na środowisko glebowe i hamuje rozprzestrzenianie się zanieczyszczeń | 4. Biomasa uzyskana po procesie fitoremediacji musi być traktowana jako materiał niebezpieczny |
| 5. Jest to technika tania w porównaniu z konwencjonalnymi, fizyko-chemicznymi metodami oczyszczania środowiska | 5. Technika jest zależna od klimatu i sezonowości |
| 6. Fitoremediacja jest metodą łatwą do wdrożenia i utrzymania | 6. Należy unikać wprowadzania inwazyjnych i nieodpowiednich gatunków roślin, które mogą zachwiać bioróżnorodność oczyszczanego obszaru |
| 7. Jest to metoda przyjazna środowisku i społecznie akceptowalna | 7. Istnieje ryzyko przedostania się zanieczyszczeń do łańcucha pokarmowego |
| 8. Generuje znacznie mniej hałasu w porównaniu z konwencjonalnymi metodami remediacji. Rośliny stosowane w fitoremediacji redukują hałas pochodzący z działalności przemysłowej człowieka | 8. W wielu przypadkach nieznany jest kierunek przemian biochemicznych zanieczyszczeń absorbowanych w tkankach roślin, co może prowadzić do powstania metabolitów o znacznie większej toksyczności aniżeli substancja macierzysta |

Źródło: Grobelak A., Kacprzak M., Fijałkowski K. 2010. Fitoremediacja – niedoceniony potencjał roślin w oczyszczaniu środowiska. J. Ecol. Health, 14: 276-280.

Zasadniczym warunkiem wykorzystania tej metody jest dobra znajomość cech oczyszczanego środowiska i jego reakcji na stosowane zabiegi (Wójcik 2000; Ali i in. 2013). Zalety i wady fitoremediacji przedstawiono w tabeli 7.2.

## **7.5.** Przyszłość fitoremediacji

W wyniku analizy roślin naturalnie zasiedlających obszary skażone ksenobiotykami wykazano, że w większości przypadków rośliny te nie mogą być powszechnie stosowane do fitoremediacji. Główną przyczyną jest charakteryzujący je zbyt niski stopień akumulacji zanieczyszczeń, wolny wzrost i mała biomasa. Ponadto rośliny te często zasiedlają wyłącznie bardzo specyficzne ekosystemy i ich uprawa w innych warunkach środowiskowych nie przynosi pożądanego efektu. W związku z tym, w wielu laboratoriach prowadzone są prace nad modyfikacją genetyczną roślin, dla zwiększenia ich przydatności w procesach fitoremediacji. Na obecnym etapie badań, najczęściej transformuje się rośliny modelowe: *Arabidopsis thaliana* (L.) czy *Nicotiana tabacum* (L.), rzadziej rośliny z innych gatunków, które mogłyby być rzeczywiście wykorzystywane do fitoremediacji ze względu na swoje cechy fenotypowe: *Brassica juncea* (L.) Czern., *Populus* sp., *Liriodendron tulipifera* (L.), *Nicotiana glauca* (Graham) (Maestri, Marmiroli 2011; Shim i in. 2013).

Najwięcej badań prowadzono na roślinach transgenicznych, posiadających zdolność do akumulowania metali ciężkich i wykazujących podwyższoną tolerancję na ich szkodliwe działanie (Zemleduch, Tomaszewska 2007a, b; Pilon-Smits, LeDuc 2009). Rośliny genetycznie modyfikowane, odporne na metale ciężkie, charakteryzują się większą zdolnością wiązania i detoksykacji metali, poprzez wzrost ekspresji genów kodujących metalotioneiny, fitochelatyny, glutation oraz ich transportu na teren wakuoli. Do takich roślin transgenicznych należą np.: *Brassica oleracea*, *Arabidopsis thaliana*, *Nicotiana tabacum*, *Oryza sativa*, *Brassica juncea* (Wasinkiewicz i in. 2004; Van Aken 2008).

Liczne badania dowiodły, że nadekspresja genów kodujących metalotioneiny może doprowadzić do wzrostu tolerancji rośliny na metale, takie jak: Pb, Cd, Cu. Wykazano, że transgeniczna roślina *Brassica oleracea*, w której ekspresji uległ gen drożdżowy CUP1 (kodujący metalotioneinę drożdżową), może tolerować podwyższone stężenie kadmu w glebie. Wprowadzenie do *Brassica juncea* genu GSH1 kodującego syntetazę $\gamma$-glutamylocysteinową u *Escherichia coli*, powoduje wzrost zawartości fitochelatyn u roślin transgenicznych, które dzięki temu są bardziej odporne na toksyczny wpływ kadmu. Natomiast wprowadzenie bakteryjnego genu

cysE z *Escherichia coli*, który koduje acetylotransferazę serynową do *Nicotiana tabacum*, spowodował zwiększenie aktywności tego enzymu, a także wzrost poziomu cysteiny i glutationu (Barabasz i in. 2008; Kotrba i in. 2009).

Dzięki przeprowadzonym badaniom, uzyskano również rośliny transgeniczne o podwyższonej ekspresji genów kodujących aktywność transporterów błonowych uczestniczących w transporcie metali ciężkich na teren wakuoli, gdzie ulegają one detoksykacji. Wprowadzenie do *Arabidopsis thaliana* genu Nramp1, który koduje białka transportowe u drożdży, spowodowało wzrost tolerancji rośliny na żelazo. Uzyskano również modyfikację eksportu jonów metali poza cytoplazmę u roślin transgenicznych. Stwierdzono, że *Nicotiana tabacum* z nadekspresją genu CAX, kodującego białkowy przenośnik antyportowy, który pochodzi z *Arabidopsis thaliana*, jest bardziej odporna na mangan oraz akumuluje więcej wapnia, kadmu i manganu w korzeniach (Wasinkiewicz i in. 2004; Barabasz i in. 2008; Van Aken 2008). Innym przykładem jest modyfikacja przemian związków rtęci u roślin transgenicznych. Wprowadzenie genu merA, kodującego reduktazę rtęciową (II) z *Escherichia coli* do *Oryza sativia*, spowodowało zwiększenie ewaporacji rtęci i większą tolerancję ryżu na ten pierwiastek (Mierek-Adamska i in. 2009; Nagata i in. 2010).

## **7.6.** Podsumowanie

Fitoremediacja wykorzystuje różnorodne gatunki roślin do odnowy i oczyszczenia skażonych wód gruntowych i powierzchniowych, powietrza, gleb, w tym terenów zdegradowanych (np. składowisk odpadów) oraz do usuwania zanieczyszczeń z substancji odpadowych, takich jak: ścieki, odcieki składowiskowe, osady ściekowe, odpady komunalne. Ze względu na wielość procesów jednostkowych oraz cel fitoremediacji w środowisku, wprowadzono definicje poszczególnych mechanizmów fitoremediacji, takie jak: fitoekstrakcja, fitostabilizacja, fitodegradacja, fitoewaporacja, ryzofiltracja. Fitoremediacja jest konkurencyjną metodą w stosunku do wielu tradycyjnych metod oczyszczania środowiska i może być wykorzystywana nie tylko jako odrębna metoda, ale także jako komplementarna wobec konwencjonalnych sposobów oczyszczania skażonego środowiska.

## Literatura

Ali H., Khan E., Sajad M. A. 2013. Phytoremediation of heavy metals-concepts and applications. Chemosphere, 91: 869-881.

Alkorta I., Becerril J. M., Garbisu C. 2010. Phytostabilization of metal contaminated soils. Rev. Environ. Health., 25: 135-146.

Baker A. J. M., Brooks R. R. 1989. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements – A review of their distribution, ecology and phytochemistry. Biorecovery, 1: 81-126.

Barabasz A., Wojas S., Dybek E., Antosiewicz D. M. 2008. Przydatność roślin zmodyfikowanych genetycznie do celów fitoekstrakcji i fitoewaporacji. Biotechnologia, 81: 68-83.

Burken J., Vroblesky D., Balouet J. C. 2011. Phytoforensics, dendrochemistry, and phytoscreening: new green tools for delineating contaminants from past and present. Environ. Sci. Technol., 45: 6218-6226.

Chigbo C., Batty L. 2013. Phytoremediation potential of *Brassica juncea* in Cu-pyrene co-contaminated soil: Comparing freshly spiked soil with aged soil. J. Environ. Manage., 19: 18-24.

Doty S. L., James C. A., Moore A. L., Vajzovic A., Singleton G. L., Ma C., Khan Z., Xin G., Kang J. W., Park J. Y., Meilan R., Strauss S. H., Wilkerson J., Farin F., Strand S. E. 2007. Enhanced phytoremediation of volatile environmental pollutants with transgenic trees. Proc. Natl. Acad. Sci., 104: 16816-16821.

El Mehdawi A. F., Pilon-Smits E. A. 2012. Ecological aspects of plant selenium hyperaccumulation. Plant Biol., 14: 1-10.

Fine P., Rathod P. H., Beriozkin A., Mingelgrin U. 2013. Uptake of cadmium by hydroponically grown, mature *Eucalyptus camaldulensis* saplings and the effect of organic ligands. Int. J. Phytoremed., 15: 585-601.

Garbisu C., Alkorta I. 2001. Phytoextraction: a cost-effective plant-based technology for the removal of metals from the environment. Biores. Tech., 77: 229-236

Greger M., Landberg T. 1999. Using of willow in phytoextraction. Int. J. Phytorem., 1: 115-123.

Grobelak A., Kacprzak M., Fijałkowski K. 2010. Fitoremediacja – niedoceniony potencjał roślin w oczyszczaniu środowiska. J. Ecol. Health, 14: 276-280.

Gupta D. K., Huang H. G., Corpas F. J. 2013. Lead tolerance in plants: strategies for phytoremediation. Environ. Sci. Pollut. Res. Int., 20: 2150-2161.

Hannink N., Rosser S. J., French C. E., Basran A., Murray J. A., Nicklin S., Bruce N. C. 2001. Phytodetoxification of TNT by transgenic plants expressing a bacterial nitroreductase. Nature Biotechnol., 19: 1168-1172.

Henry H. F., Burken J. G., Maier R. M., Newman L. A., Rock S., Schnoor J. L., Suk W. A. 2013. Phytotechnologies – preventing exposures, improving public health. Int. J. Phytorem., 15: 889-899.

Islam M. S., Ueno Y., Sikder M. T., Kurasaki M. 2013. Phytofiltration of arsenic and cadmium from the water environment using *Micranthemum umbrosum* (J.F. Gmel) S. F Blake as a hyperaccumulator. Int. J. Phytorem., 15: 1010-1021.

Kambhampati M. S., Vu V. T. 2013. EDTA enhanced phytoremediation of copper contaminated soils using chickpea (*Cicer aeritinum* L.). Bull. Environ. Contam. Toxicol., 91: 310-313.

Kotrba P., Najmanova J., Macek T., Ruml T., Mackova M. 2009. Genetically modified plants in phytoremediation of heavy metal and metalloid soil and sediment pollution. Biotechnol. Adv., 27: 799-810.

Lee M., Yang M. 2010. Rhizofiltration using sunflower (*Helianthus annuus* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L. var. *vulgaris*) to remediate uranium contaminated groundwater. J Hazard. Mater., 173: 589-596.

Lorestani B., Cheraghi M., Yousefi N. 2012. The potential of phytoremediation using hyperaccumulator plants: a case study at a lead-zinc mine site. Int. J. Phytorem., 14: 786-795.

Maestri E., Marmiroli N. 2011. Transgenic plants for phytoremediation. Int. J. Phytorem., 13: 264-279.

Marecik R., Króliczak P., Cyplik P. 2006. Fitoremediacja – alternatywa dla tradycyjnych metod oczyszczania środowiska. Biotechnologia, 3: 88-97.

Meagher R. B. 2000. Phytoremediation of toxic elemental and organic pollutants. Curr. Opin. Plant Biol., 3: 153-162.

Mendez M. O., Maier R. M. 2008. Phytostabilization of mine tailings in arid and semiarid environments – an emerging remediation technology. Environ. Health Perspect., 116: 278-283.

Mierek-Adamska A., Dąbrowska G., Goc A. 2009. Rośliny modyfikowane genetycznie a strategie oczyszczania gleb z metali ciężkich. Post. Biol. Kom., 36: 649-662.

Morikawa H., Erkin Ö. C. 2003. Basic processes in phytoremediation and some applications to air pollution control. Chemosphere, 52: 1553-1558.

Nagata T., Morita H., Akizawa T., Pan-Hou H. 2010. Development of a transgenic tobacco plant for phytoremediation of methylmercury pollution. Appl. Microbiol. Biotechnol., 87: 781-786.

Pilon-Smits E. A. H., LeDuc D. L. 2009. Phytoremediation of selenium using transgenic plants. Curr. Opin. Biotechnol., 20: 207-212.

Piotrowska A., Bajguz A., Godlewska-Żyłkiewicz B., Czerpak R., Kamińska M. 2009. Jasmonic acid as modulator of lead toxicity in aquatic plant *Wolffia arrhiza* (Lemnaceae). Environ. Exp. Bot., 66: 507-513.

Piotrowska A., Bajguz A., Godlewska-Żyłkiewicz B., Zambrzycka E. 2010. Changes in growth, biochemical components, and antioxidant activity in aquatic plant *Wolffia*

*arrhiza* (Lemnaceae) exposed to cadmium and lead. Arch. Environ. Contam. Toxicol., 58: 594-604.

Raskin I., Kumar N., Dushenkov S., Salt D. E. 1994. Bioconcentration of heavy metals by plants. Curr. Opin. Biotechnol., 5: 285-290.

Rupassara S. I., Larson R. A., Sims G. K., Marley K. A. 2002. Degradation of atrazine by hornwort in aquatic systems. Bioremed. J., 6: 217-224.

Schepers J. S., Francis D. D., Shanahan J. F. 2005. Relay cropping for improved air and water quality. Z. Naturforsch., 60: 186-189.

Shim D., Kim S., Choi Y.-I., Song W.-Y., Park J., Youk E. S., Jeong S.-Ch. 2013. Transgenic poplar trees expressing yeast cadmium factor 1 exhibit the characteristics necessary for the phytoremediation of mine tailing soil. Chemosphere, 90: 1478-1486.

Subramanian M., Oliver D. J., Shanks J. V. 2006. TNT phytotransformation pathway characteristics in *Arabidopsis*: role of aromatic hydroxylamines. Biotechnol. Prog., 22: 208-216.

Szczygłowska M., Piekarska A., Konieczka P., Namieśnik J. 2011. Use of *Brassica* plants in the phytoremediation and biofumigation processes. Int. J. Mol. Sci., 12: 7760-7771.

Van Aken B. 2008. Transgenic plants for phytoremediation: helping nature to clean up environmental pollution. Trends Biotechnol., 26: 225-227.

Wasinkiewicz K., Wojtera J., Tomaszewska B. 2004. Transformowanie roślin w celu ich wykorzystania w fitoremediacji terenów zanieczyszczonych metalami ciężkimi. Biotechnologia, 64: 108-126.

Wong M. H. 2003. Ecological restoration of mine degraded soils, with emphasis on metal contaminated soils. Chemosphere, 50: 775-780.

Wójcik M. 2000. Fitoremediacja – sposób oczyszczania środowiska. Kosmos, 49: 135-147.

Zemleduch A., Tomaszewska B. 2007a. Mechanizmy, procesy i oddziaływania w fitoremediacji. Kosmos, 3-4: 393-407.

Zemleduch A., Tomaszewska B. 2007b. Organizmy zmodyfikowane genetycznie w fitoremediacji związków organicznych. Biotechnologia, 79: 66-81.

# 8 Interakcje roślina-bakteria jako czynnik tolerancji roślin naczyniowych na metale ciężkie

Ewa **Oleńska**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny
Instytut Biologii, Zakład Genetyki i Ewolucjonizmu

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: chwelat@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Rośliny zasiedlające obszary skażone metalami ciężkimi wykształciły różnorodne mechanizmy tolerancji, umożliwiające przeżycie w trudnych warunkach środowiska, które polegają na: utrudnianiu wnikania toksycznych jonów metali do cytoplazmy komórki (strategia unikania) oraz detoksyfikacji jonów obecnych w cytozolu (strategia tolerancji). Występowanie w ryzosferze roślin aktywnej, zarówno wolno żyjącej, jak i endofitycznej mikroflory bakteryjnej może stanowić jeden z mechanizmów unikania negatywnego działania metali ciężkich na rośliny występujące na obszarach skażonych, zwykle ubogich w wodę oraz składniki mineralne. Bakterie ryzosferowe mogą bezpośrednio ograniczać toksyczność szkodliwych dla roślin jonów, poprzez enzymatyczną katalizę transformacji metali ciężkich, np. rtęci (II), zewnątrzkomórkowe (np. egzo- i lipopolisacharyd) oraz wewnątrzkomórkowe (np. metalotioneiny) wiązanie jonów. Ponadto, ryzobakterie mogą pośrednio zwiększać wartość adaptacyjną roślin zasiedlających tereny skażone, stymulując ich wzrost i rozwój, jako bakterie PGPR (*plant growth promoting rhizobacteria*). Stymulacja wzrostu roślin pod wpływem mikroflory PGPR może polegać na: syntezie związków wykorzystywanych przez rośliny – fitohormonów, takich jak: auksyny, gibereliny, cytokininy, kwas abscysynowy oraz etylen czy inhibitorów syntezy etylenu (rhizobitoksyna, deaminaza 1-aminocyklopropano-1-karboksylowa). Ponadto, bakterie PGPR mogą zwiększać pobieranie przez rośliny składników odżywczych, np. azotu (redukcja $N_2$ przy udziale enzymatycznego kompleksu nitrogenezy), fosforu (zwiększanie rozpuszczalności form nieorganicznych i mineralizacja form organicznych pierwiastka) i żelaza (siderofory) oraz mogą hamować i zapobiegać rozwojowi chorób roślin przy udziale metabolitów grzybo- i bakteriobójczych, w tym antybiotyków. Obecność bakterii w ryzosferze roślin może zwiększać tolerancję roślin zasiedlających tereny skażone toksycznymi metalami, co można zastosować w oczyszczaniu środowiska – bioremediacji.

**Słowa kluczowe:** bakterie typu PGPR, endofit, symbioza, bioremediacja

## **8.1.** Wstęp

Metale ciężkie, pierwiastki o ciężarze względnym >5 g/cm$^3$ (Kabata-Pendias i Pendias 1993), dostają się i gromadzą we wszystkich składowych środowiska, w wyniku procesów naturalnych, takich jak: erozja, pożary lasów czy erupcje wulkanów oraz na skutek działalności człowieka, związanej głównie z eksploatacją surowców mineralnych i rolnictwem (Satarug i in. 2003). Metale te, po pobraniu przez rośliny, wnikają do łańcucha troficznego, stanowiąc zagrożenie dla wszystkich organizmów żywych, ze względu na ich toksyczność. Negatywne konsekwencje działania metali mogą dotyczyć upośledzenia szeregu reakcji metabolicznych, np. oddychania komórkowego czy homeostazy wodno–mineralnej w komórce. Pod wpływem metali ciężkich, w tkankach roślinnych może wzrastać poziom reaktywnych form tlenu oraz wolnych rodników, które w wyniku peroksydacji białek i/lub kwasów tłuszczowych, mogą prowadzić do uszkodzenia struktury błon komórkowych, a w konsekwencji do zahamowania fotosyntezy oraz zaburzeń wzrostu i rozwoju roślin. U zwierząt obserwuje się uszkodzenia narządów wewnętrznych, głównie: wątroby, nerek i płuc, dysfunkcje układów, np. krążenia, pokarmowego, kostnego, a nawet zmiany nowotworowe (Satarug i in. 2003).

Rośliny, w odpowiedzi na stres wywołany działaniem metali ciężkich, wykształciły szereg mechanizmów tolerancji, czyli przeżycia organizmu bez objawów toksyczności, wśród których wyodrębniono dwie strategie: tolerancji oraz unikania. Strategia tolerancji, polega na detoksyfikacji jonów metali ciężkich występujących w cytoplazmie komórki poprzez: uaktywnienie mechanizmów naprawy przy pomocy białek szoku cieplnego, produkcję enzymów antyoksydacyjnych (dysmutazy ponadtlenkowej, katalazy, peroksydazy), wytwarzanie drobnocząsteczkowych antyoksydantów (karotenoidy, flawonoidy czy tokoferole) oraz syntezę związków chelatujących (metalotioneiny, fitochelatyny, glutation, kwasy organiczne, tj. cytrynowy, jabłkowy, szczawiowy, aminokwasy, tj. histydyna, prolina, glutaminian, asparaginian czy nikotianamina). Druga strategia – unikania, jest związana z wykształceniem i uruchomieniem przez komórkę mechanizmów uniemożliwiających przekroczenie przez jony metali bariery, jaką jest błona komórkowa, czyli ich wniknięcia do symplastu. Strategia ta może być realizowana przez modyfikacje struktury ścian komórkowych, chelatowanie metali przez eksudaty korzeniowe, wykorzystanie aktywności mikroflory grzybowej (mikoryza) oraz bakteryjnej, zasiedlającej przykorzeniową warstwę gleby bezpośrednio przylegającą do korzeni roślin (ryzosferę) (Hall 2002).

Wśród bakterii ryzosferowych (ryzobakterii) korzystny wpływ na tolerancję metali ciężkich przez rośliny zauważono na przykład w rodzajach: *Achromobacter*,

*Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Streptomyces* (Gray i Smith 2005). Ryzobakterie mogą zwiększać wartość adaptacyjną roślin na terenach skażonych metalami, bezpośrednio inaktywując toksyczne jony (Oleńska i Małek 2013) oraz w sposób pośredni – ułatwiając wzrost roślin przez stymulację produkcji biomasy, jako tak zwane bakterie PGPR (ang. *plant growth promoting rhizobacteria*) (Ma i in. 2011).

## **8.2.** Inaktywacja jonów metali ciężkich przez bakterie

Wśród przedstawicieli domeny *Bacteria* poznano kilka mechanizmów bezpośredniej dezaktywacji toksycznych jonów, tzn. enzymatyczną detoksyfikację oraz zewnątrzkomórkowe i wewnątrzkomórkowe chelatowanie jonów. Enzymatyczna detoksyfikacja jonów metali ciężkich przez bakterie może polegać na transformacji jonu w formę mniej toksyczną, mniej przyswajalną przez komórkę, i/lub w postać lotną (Barkay i in. 2003). Mechanizm ten jest wykorzystywany przez bakterie na przykład w celu zmniejszenia reaktywności wysoce toksycznych jonów rtęci (II). Polega on na wytworzeniu wysoce specyficznego systemu transportu jonów tego pierwiastka do wnętrza komórki, gdzie przy udziale reduktazy rtęciowej, $Hg^{2+}$ ulega przekształceniu w mniej toksyczną formę $Hg^0$, która jest usuwana poza komórkę. System oporności na $Hg^{2+}$, determinowany genetycznie przez operon *mer,* występuje zarówno u bakterii Gram-dodatnich, np. *S. aureus*, *Bacillus* sp., jak i Gram-ujemnych, np. *Pseudomonas aeruginosa*, *E. coli*, *Serratia marcescens* i *Acidithiobacillus ferrooxidans* (Ji i Silver 1995).

Innym sposobem inaktywacji toksycznych jonów metali ciężkich jest ich zewnątrzkomórkowe wiązanie przez metabolity bakteryjne, np. egzo- i lipopolisacharydy. Przyłączanie metali ciężkich do bakteryjnych biopolimerów najczęściej przebiega na drodze elektrostatycznej interakcji z ujemnie naładowanymi grupami funkcyjnymi kwasów uronowych, takich jak: kwas glukuronowy, galakturonowy czy mannuronowy (Pal i Paul 2008). Ponadto, obniżenie toksyczności metali ciężkich, które wniknęły do cytoplazmy, może być związane z wewnątrzkomórkowym wiązaniem toksycznych jonów przez niskocząsteczkowe peptydy bogate w cysteinę, tzn. metalotioneiny u cyjanobakterii z rodzaju *Synechococcus* sp. czy inne bogate w cysteinę białka występujące np. u *Pseudomonas putida* (Bruins i in. 2000).

## 8.3. Wpływ bakterii PGPR na tolerancję wysokich stężeń metali ciężkich przez rośliny

Alternatywnym sposobem zwiększania tolerancji roślin zasiedlających obszary o wysokich ponad normę stężeniach metali, którym zazwyczaj towarzyszy deficyt wody oraz składników odżywczych (Stefanowicz i in. 2010), jest aktywność bakterii typu PGPR, polegająca na zwiększaniu dostosowania (fitness) roślin poprzez stymulację wzrostu biomasy i rozwoju roślin. Wśród bakterii PGPR, zwanych również bakteriami wspomagającymi kondycję roślin – PHPR (ang. *plant health promoting rhizobacteria*) oraz bakteriami stymulującymi rozwój brodawek – NPR (ang. *nodule promoting rhizobacteria*), na podstawie rodzaju interakcji pomiędzy bakterią a rośliną, wyróżniono dwie grupy: bakterie symbiotyczne oraz wolno żyjące w glebie (Khan 2005). Ponadto, w zależności od miejsca występowania tych mikroorganizmów, wyodrębniono grupę i-PGPR (ang. *intracellular* PGPR), endofitów egzystujących wewnątrz komórek roślinnych, wytwarzających brodawki, i zlokalizowanych wewnątrz określonych struktur oraz bakterie e-PGPR (ang. *extracellular* PGPR), żyjące na zewnątrz komórek, niewytwarzające brodawek, ale promujące wzrost zasocjowanych z nimi roślin (Gray i Smith 2005). Stymulowanie wzrostu i rozwoju roślin na terenach skażonych metalami ciężkimi pod wpływem bakterii PGPR może być realizowane: bezpośrednio przez syntezę związków wykorzystywanych przez rośliny, zwiększanie pobierania składników odżywczych oraz pośrednio przez hamowanie i zapobieganie rozwoju chorób roślin (Abhilash i in. 2012).

### 8.3.1. Synteza związków wykorzystywanych przez rośliny

Bezpośredni wpływ bakterii i-PGPR oraz e-PGPR na wzrost i rozwój roślin może polegać na syntezie i wydzielaniu związków organicznych wywołujących efekt fizjologiczny przy bardzo niskim stężeniu, zwanych fitohormonami. Wśród fitohormonów wytwarzanych przez bakterie występują: auksyny, gibereliny, cytokininy, etylen oraz kwas abscysynowy (Hayat i in. 2010). Najaktywniejszą auksyną, aktywującą zarówno odpowiedź szybką, np. wzrost wydłużeniowy, jak i długoterminową, np. podział i różnicowanie komórek roślin, jest kwas indolilo-3-octowy (IAA), który jest syntetyzowany przez ok. 80% bakterii ryzosferowych (Patten i Glick 1996). Z kolei, bakterie *Paenibacillus polymyxa* oraz *Azospirilla* wydzielają do ryzosfery kwas indolilo-3-masłowy oraz indolilo-3-etanol (tryptofol). Wyniki analiz przeprowadzonych na terenach skażonych metalami ciężkimi wskazują, że główną auksyną syntetyzowaną przez bakterie ryzosferowe, np. *Psychrobacter* sp., *Rhizobium* sp., *Pseudomonas* sp., *Bacillus subtilis*, *Enterobacter* sp., *Rahnella aquatilis*,

*Mycobacterium* sp., *Azotobacter vinelandii* czy *Proteobacteria* sp. jest IAA, i jej produkcja koreluje ze wzrostem biomasy roślinnych gospodarzy (Ma i in. 2011).

Wyniki badań *in vitro* (Barea i in. 1976) wskazują, że ok. 90% bakterii zasiedlających ryzosferę syntetyzuje związki z grupy cytokinin, pobudzających podział komórek, rozwój korzeni i włośników. Ponadto, bakterie ryzosferowe mogą syntetyzować ok. 89 związków z grupy giberelin (GA), wśród których najpowszechniejszą jest kwas giberelinowy ($GA_3$), natomiast najefektywniejszą we wzroście wydłużeniowym łodygi roślin stanowi giberelina $GA_1$ (Dobbelaere i in. 2003). Bakterie rodzaju *Rhizobium* oraz *Azospirillum* wytwarzają kwas abscysynowy, który może mieć kluczowe znaczenie adaptacyjne dla roślin egzystujących w warunkach stresu wodnego, często towarzyszącego roślinom zasiedlającym tereny skażone metalami ciężkimi (Dobbelaere i in. 2003).

Innym sposobem wspomagania przez bakterie typu PGPR wzrostu roślin może być produkcja inhibitorów syntezy toksycznego w wysokich stężeniach etylenu – rhizobitoksyny (Sugawara i in. 2006) oraz deaminazy kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksylowego (ACC) (Murset i in. 2012). Etylen jest fitohormonem wpływającym na rozwój i starzenie się roślin, pobudza kiełkowanie, przełamuje stan uśpienia nasion, stymuluje wzrost korzeni oraz włośników, wpływa na interakcję bakteria-roślina oraz jest zaangażowany w tolerancję roślin na stres biotyczny i abiotyczny. Gdy poziom etylenu jest wysoki, może nastąpić zahamowanie wzrostu wydłużeniowego korzenia, wzrostu korzeni bocznych, powstawania włośników i brodawek oraz wiązania azotu atmosferycznego u roślin motylkowatych (Nukui i in. 2000, Mayak i in. 2004). Etylen powstaje z metioniny, która pod wpływem syntetazy S-adenozylometioninowej, ulega konwersji do S-adenozylometioniny, a ta, pod wpływem syntazy kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksylowego (syntaza ACC), ulega przekształceniu do ACC, z którego przy udziale oksydazy ACC powstaje etylen, dwutlenek węgla i cyjanowodór. Bakterie ryzosferowe mogą wpływać na obniżenie poziomu etylenu w tkankach roślin, ingerując w biosyntezę tego fitohormonu poprzez syntezę rhizobitoksyny, inhibitora syntazy ACC oraz hydrolizę ACC pod wpływem deaminazy ACC (Contesto i in. 2008, Ma i in. 2011). Na przykład, w obecności szczepu *Bacillus subtilis* SJ-101, wytwarzającego deaminazę ACC, stwierdzono stymulację wzrostu biomasy *Brassica juncea*, rosnącej na terenie skażonym niklem (Zaidi i in. 2006).

### **8.3.2.** Ułatwianie pobierania składników odżywczych przez rośliny

Metale ciężkie obecne w roztworze glebowym wpływają na zmniejszenie biodostępności składników mineralnych, np. fosforu, żelaza, magnezu, wapnia czy

cynku, czego konsekwencją jest najczęściej spadek produkcji biomasy roślin (Ouzounidou i in. 2006). Bakterie PGPR, towarzyszące roślinom zasiedlającym tereny skażone jonami metali ciężkich, mogą w istotny sposób zwiększyć fitoprzyswajalność składników odżywczych, takich jak: azot, fosfor czy żelazo, w rezultacie stymulując wzrost roślin (Zhuang i in. 2007).

### 8.3.2.1. Zwiększanie pobierania azotu

Azot jest pierwiastkiem niezbędnym dla prawidłowego metabolizmu organizmów żywych. Stanowi on element strukturalny białek, barwników fotosyntetycznych, enzymów, witamin, alkaloidów oraz kwasów nukleinowych. W przyrodzie znaczna część azotu jest unieruchomiona w geosferze (98%) oraz jest składnikiem atmosfery, występując w niej głównie w formie cząsteczkowego, niedostępnego roślinom gazu ($N_2$). Niektóre bakterie, w tym ryzobakterie PGPR, wykazują zdolność do diazotrofii, czyli wiązania azotu $N_2$ i przekształcania go do formy przyswajalnej, jonu amonowego ($NH_4^+$). Redukcja azotu atmosferycznego jest związana z rozerwaniem silnego, potrójnego wiązania pomiędzy atomami tego gazu przy udziale enzymatycznego kompleksu nitrogenezy, składającego się z dwóch białek żelazo-siarkowych: dinitrogenazy i reduktazy dinitrogenazowej (Peters i Szilagyi 2006).

Zdolność biologicznego wiązania $N_2$ wykazują zarówno niektóre bakterie niesymbiotyczne jak i symbiotyczne. Do diazotroficznych, wolno żyjących w ryzosferze bakterii stymulujących wzrost roślin należą m.in.: *Azotobacter* sp., *Clostridium* sp., *Azospirillum* sp., *Acetobacter* sp., *Azoarcus* sp., *Burkholderia vietnamiensis*, *B. kururiensis*, *B. tuberum*, *B. phynatum*, *Klebsiella pneumoniae*, *Enterobacter cloacae*, *Citrobacter freundii*, *Pseudomonas putida*, *P. fluorescens* (Hayat i in. 2010). Z kolei, do diazotroficznych bakterii symbiotycznych (ryzobiów) należą rodzaje: *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*, *Allorhizobium* i *Sinorhizobium*. Ryzobia, wchodząc w mutualistyczną relację z roślinami motylkowatymi, dostarczają roślinie biogenny azot, a w zamian korzystają z produktów asymilacji, substancji mineralnych dostarczanych przez roślinnego gospodarza oraz niszy w postaci brodawek (Igarashi i Seefeldt 2003). Rola bakterii typu PGPR w ułatwianiu odżywiania mineralnego roślin polega nie tylko na transformacji nieprzyswajalnego azotu atmosferycznego, ale również na stymulowaniu rozwoju korzeni bocznych i systemów transportujących jony $NO_3^-$ u roślin, dzięki czemu wzrasta powierzchnia chłonna korzenia (Kalitkiewicz i Kępczyńska 2008).

Na terenach skażonych metalami ciężkimi, zwiększenie pobierania azotu i w konsekwencji wzrost suchej masy stwierdzono m.in. u *Brassica juncea* pod wpływem

*Azotobacter chroococcum* HKN-5 (Wu i in. 2006), natomiast u *Pisum sativum* wykazano wzrost suchej masy oraz świeżej masy korzeni i pędów w obecności bakterii *Rhizobium* sp. RP5 (Wani i in. 2007).

#### 8.3.2.2. Zwiększanie pobierania fosforu

Fosfor, podobnie jak azot, jest pierwiastkiem biogennym, niezbędnym dla prawidłowego metabolizmu organizmów żywych. Pierwiastek ten w przyrodzie występuje w postaci nieorganicznej i organicznej, głównie w postaci nierozpuszczalnych związków, i zaledwie niewielka frakcja tego pierwiastka, obecnego w glebie w formie $HPO_4^{2-}$ oraz $H_2PO_4^-$, jest przyswajalna dla roślin. Bakterie mogą istotnie zwiększać biodostępność fosforu dla roślin, poprzez: zwiększanie rozpuszczalności nieorganicznych fosforanów oraz mineralizację organicznych związków fosforu (Hayat i in. 2010). Wzrost rozpuszczalności nieorganicznych fosforanów jest związany z obniżaniem pH roztworu glebowego przy udziale kwasów organicznych, wydzielanych przez bakterie ryzosferowe. Na przykład bakterie: *Pseudomonas cepacia*, *Erwinia herbicola* czy *Burkholderia cepacia* wydzielają kwas glukonowy, z kolei bakterie: *Rhizobium leguminosarum*, *R. meliloti* i *Bacillus firmus* wydzielają kwas 2-ketoglukonowy, natomiast *Bacillus licheniformis* i *B. amyloliquefaciens* wytwarzają mieszaninę kwasów: mlekowego, octowego, izowalerianowego i izomasłowego. Do innych kwasów pochodzenia bakteryjnego, wpływających na wzrost rozpuszczalności fosforu, należą kwasy: glikolowy, szczawiowy, malonowy, bursztynowy, cytrynowy oraz propionowy (Chen i in. 2006). Drugi mechanizm uruchamiania niedostępnego fosforu przy udziale bakterii polega na enzymatycznej mineralizacji organicznych związków fosforu, np. fosfatazy (fosfohydrolazy), fitazy, hydrolazy fosfonooctanowej oraz D-α-glicerofosfatazy (Gügi i in. 1991, Richardson i Hadobas 1997, McGrath i in. 1998). Na przykład wysoki poziom kwaśnej fosfatazy stwierdzono u bakterii z rodzaju: *Rhizobium*, *Enterobacter*, *Serratia*, *Citrobacter*, *Proteus*, *Klebsiella*, *Pseudomonas* oraz *Bacillus* (Gügi i in. 1991, Hayat i in. 2010).

Wzrost przyswajalności fosforu przez rośliny rosnące na zdewastowanych terenach, bogatych w toksyczne jony metali wykazano m.in. pod wpływem baterii: *Burkholderia* sp. J62 występującej w ryzosferze *Zea mays* i *Lycopersicon esculentum* (Jiang i in. 2008), *Pseudomonas aeruginosa* MKRh3 zasiedlającego ryzosferę *Vigna mungo* (Ganesan 2008), *Bacillus weihenstephanensis* SM3 z ryzosfery *Helianthus annuus* (Rajkumar i in. 2009), *Bacillus megaterium* HKP-1 i *B. mucilaginosus* HKK-1 z ryzosfery *Brassica juncea* (Wu i in. 2006) czy *Achromobacter xylosoxidans*, *Psychrobacter* sp. SRA1, *Bacillus cereus*, *Pseudomonas* sp. SR12 z ryzosfery *Brassica juncea* (Ma i in. 2011).

### 8.3.2.3. Zwiększanie pobierania żelaza

Żelazo jest metalem kluczowym dla metabolizmu wszystkich organizmów żywych, w tym bakterii. Żelazo w środowisku naturalnym występuje głównie w postaci Fe(III), w formie nierozpuszczalnych wodorotlenków i hydroksytlenków. Biodostępność żelaza może wzrastać w obecności bakterii zdolnych do dostarczania roślinom przyswajalnych jonów żelaza, których niedobór, objawiający się chlorozą młodych liści, zahamowaniem rozwoju chloroplastów i biosyntezy chlorofilu, może być między innymi konsekwencją konkurencji jonów metali balastowych i jonów metali niezbędnych o miejsca wiążące w transporterach, wynikającej z naśladownictwa jonowego (mimikry jonowej). Przyswajalność żelaza ulega zwiększeniu, na przykład w obecności związków chelatujących metale, takich jak siderofory (Rajkumar i in. 2009). Wykazano pozytywną korelację pomiędzy syntezą sideroforów a wzrostem świeżej i suchej masy oraz długością korzeni i pędu u niektórych roślin zasiedlających tereny zanieczyszczone niklem, chromem, kadmem i ołowiem, np. *Brassica juncea* pod wpływem bakterii *Enterobacter* sp. NBRI K28 (Kumar i in. 2008) i *Pseudomonas* sp. Ps29C (Rajkumar i Freitas 2008), *B. napus* pod wpływem *P. fluorescens* (Sheng i in. 2008) czy *Cucurbita pepo* pod wpływem *P. aeruginosa* (Sinha i Mukherjee 2008).

Siderofory są niskocząsteczkowymi (400-1000 Da) ligandami żelaza, wytwarzanymi i wydzielanymi w warunkach deficytu tego metalu przez różne grupy bakterii, w tym najpowszechniej przez bakterie typu PGPR. Są związkami o różnorodnej budowie, i w zależności od rodzaju grupy funkcyjnej, za pomocą której wiążą się z metalem, wyróżniono ich trzy typy: hydroksykarboksylowe, katecholowe oraz hydroksamowe. Siderofory wiążą jony $Fe^{3+}$ w proporcji 1:1, następnie jony te, w postaci kompleksu, są aktywnie transportowane przez błonę komórkową bakterii do cytoplazmy, gdzie ulegają redukcji do $Fe^{2+}$ i oddysocjowaniu do wnętrza lub poza komórkę (Rajkumar i in. 2009). Cząsteczka sideroforu, jeżeli nie ulegnie modyfikacji podczas redukcji kompleksu, jest ponownie wydzielana poza komórkę, stanowiąc potencjalny chelator wykorzystywany przy kolejnej asocjacji z metalem. Ponadto, siderofory mogą zwiększać przeżywalność roślin na terenach skażonych poprzez obniżanie stresu oksydacyjnego generowanego przez metale ciężkie, hamowanie oksydacyjnej degradacji IAA przez obniżanie poziomu wolnych rodników, zwiększanie aktywności peroksydazy oraz tworzenie kompleksów z metalami ciężkimi, przyczyniając się do ochrony auksyny IAA przed inhibicyjnym działaniem toksycznych jonów i umożliwiając jej pełnienie roli stymulatora wzrostu roślin (Dimkpa i in. 2009).

### **8.3.3.** Zapobieganie rozwojowi chorób roślin oraz bakterie wspomagające mikoryzę

Działanie stymulujące wzrost roślin zasiedlających obszary skażone metalami ciężkimi może polegać na hamowaniu rozwoju chorób roślin (Ma i in. 2011). Wiedza na temat wpływu bakterii PGPR na rozwój patogenów roślin zasiedlających tereny zanieczyszczone metalami ciężkimi jest ograniczona (Walker i in. 2003, Bais i in. 2006). Generalnie, inhibujący wpływ bakterii PGPR na wzrost patogenów roślinnych może polegać na: 1) syntezie sideroforów chelatujących niezbędne dla mikroorganizmów żelazo, czyniąc je mniej przyswajalnym mikroorganizmom chorobotwórczym, 2) wydzielaniu enzymów wywołujących lizę ściany komórkowej patogenów, np. chitynaza, β-1,3-glukanaza, proteaza, lipaza, 3) syntezie metabolitów przeciwbakteryjnych i przeciwgrzybiczych, np. amoniak, butyrolakton, 2,4-diacetylochloroglucyna, cyjanowodór, kwas fenazyno-1-karboksylowy, pyoluteorina, pyrrolnitrina, wiskozynamid, kanozamina, oligomycyna A, oomycyna A, ksantobakcyna, zwittermycyna oraz 4) wywoływaniu indukowanej systemicznej odporności (ISR) u roślin (Dobbelaere i in. 2003, Van Loon 2007, Kalitkiewicz i Kępczyńska 2008).

Ponadto, istotne znaczenie w polepszaniu wzrostu roślin na zdewastowanych przez człowieka i skażonych metalami ciężkimi terenach mają bakterie wspomagające mikoryzę – MHB (ang. *mycorrhiza-helping bacteria*) (Khan 2005). Obecność grzybów mikoryzowych sprzyja lepszemu odżywianiu mineralnemu roślin, ogranicza stres wodny oraz zapobiega wnikaniu toksycznych metali ciężkich do cytoplazmy komórki roślinnej. Mechanizmy uniemożliwiające wnikanie toksycznych jonów mogą polegać na: 1) wiązaniu jonów metali przez eksudaty grzybowe, np. kwasy organiczne, cukry proste, aminokwasy, związki fenolowe, żele o charakterze polisacharydowym, śluzy, 2) immobilizacji metali w komórkach strzępek, oraz 3) chelatowaniu jonów metali przez metalotioneiny. Synergistyczne współdziałanie bakterii typu PGPR, bakterii wspomagających mikoryzę (MHB, ang. *mycorrhiza helper bacteria*), bakterii wiążących $N_2$ oraz grzybów mikoryzowych (AMF, ang. *arbuscular mycorrhizal fungi*) może wyraźnie zwiększyć dostosowanie roślin na terenach skrajnie niekorzystnych dla ich wzrostu i rozwoju, obfitujących w metale ciężkie, a ubogich w wodę i składniki mineralne (Khan 2005, Glick 2010).

## 8.4. Rola bakterii towarzyszących roślinom tolerującym wysokie stężenie metali ciężkich w procesie bioremediacji

Strategie tolerowania wysokich stężeń metali ciężkich przez rośliny, znajdują zastosowanie w procesie oczyszczania i przywracania użyteczności terenów skażonych i przekształconych przez człowieka, zwanym fitoremediacją (Kavamura i Esposito 2010). Ta przyjazna środowisku, ekonomiczna i powszechnie społecznie akceptowana metoda obniżania zanieczyszczenia środowiska posiada ograniczenia związane z: zróżnicowaną fitoprzyswajalnością zanieczyszczeń, zależną od gatunku rośliny oraz warunków fizyko-chemicznych siedliska, niską biomasą fitoremediatorów oraz długim czasem trwania procesu. Obecność mikroorganizmów w strefie przykorzeniowej, często zdolnych do samodzielnej remediacji (bioremediacji), może w istotny sposób wpłynąć na wzrost tolerancji roślin na metale ciężkie w podłożu oraz przyczynić się do przyspieszenia tempa oczyszczania terenów skażonych (Kuiper i in. 2004). Bakterie mogą w istotny sposób przyczynić się do zwiększania poziomu akumulacji metali ciężkich w górnej części pędu, co można wykorzystać na drodze fitoekstrakcji lub mogą sprzyjać akumulacji metali w części podziemnej, co jest stosowane w procesie fitostabilizacji (Ma i in. 2011).

Istotne znaczenie w procesie bioremediacji posiadają siderofory, związki, które oprócz wysokiej stałej asocjacji dla żelaza, tworzą trwałe kompleksy również z innymi metalami, takimi, jak: glin, kadm, chrom, miedź, ołów czy cynk (Glick 2010). Stwierdzono, że wydzielane przez *Pseudomonas aeruginosa* siderofory – piowerdyna i piochelina zwiększają stężenie przyswajalnego chromu i ołowiu w glebie, ułatwiając przyswajalność tych metali dla kukurydzy (*Zea mays*) (Braud i in. 2009). Inną grupą związków wpływających na aktywność metali w ryzosferze są wydzielane przez bakterie kwasy organiczne. Wśród kwasów organicznych, wydzielanych przez ryzobakterie, najistotniejszą rolę w zwiększaniu reaktywności metali ciężkich i ich biostępności dla roślin posiadają kwasy: glukonowy, szczawiowy i cytrynowy. Wykazano, że *P. aeruginosa*, wydzielając kwas glukonowy, zwiększa rozpuszczalność cynku, uwalniając go z minerałów ZnO i $Zn_3(PO_4)_2$, natomiast *Beauveria caledonica*, wydzielając kwas szczawiowy zwiększa rozpuszczalność ołowiu (Fomina i in. 2004).

Innymi metabolitami, które w istotny sposób zwiększają rozpuszczalność metali ciężkich, przyczyniając się do zwiększenia ich przyswajalności dla roślin, są biosurfaktanty (Rajkumar i in. 2012). Są to związki amfifilowe, zbudowane z niepolarnego (hydrofobowego) „ogona” oraz polarnej (hydrofilowej) „głowy”. Stanowią one złożoną grupę związków, w której skład wchodzą: glikolipidy, fosfolipidy, lipo-

proteiny i związki polimerowe. Ponadto, bakterie obecne w ryzosferze mogą zwiększać biodostępność metali i sprzyjać fitoremediacji, uruchamiając reakcje utlenienia i redukcji. Na przykład, utlenienie siarki przez bakterie ryzosferowe, zwiększa akumulację miedzi w tkankach roślin (Shi i in. 2011), natomiast redukcja mobilnego Cr(VI) do nietoksycznego i nieaktywnego Cr(III) przez bakterie *Cellulosimicrobium cellulans* przyczynia się do zmniejszenia poziomu akumulacji tego metalu w tkankach towarzyszących im roślin (Chatterjee i in. 2009).

## Literatura


Abhilash P. C., Powell J. R., Singh H. B., Singh B. K. 2012. Plant-microbe interactions: novel applications for exploitation in multipurpose remediation technologies. Trends Biotechnol., 30: 416-420.

Bais H. P., Weir T. L., Perry L. G., Gilroy S., Vivanco J. M. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. Annu. Rev. Plant Biol., 57: 233-266.

Barea J. M., Navarro E., Montoya E. 1976. Production of plant growth regulators by rhizosphere phosphate solubilizing bacteria. J. Appl. Bacteriol., 40: 129-134.

Barkay T., Miller S. M., Summers A. O. 2003. Bacterial mercury resistance from atoms to ecosystems. FEMS Microbiol. Rev., 27: 355-384.

Braud A., Jézéquel K., Bazot S., Lebeau T. 2009. Enhanced phytoextraction of an agricultural Cr-, Hg- and Pb-contaminated soil by bioaugmentation with siderophore producing bacteria. Chemosphere, 74: 280-286.

Bruins M. R., Kapil S., Oehme F. W. 2000. Microbial resistance to metals in the environment. Ecotoxicol. Environ. Saf., 45: 198-207.

Chatterjee S., Sau G. B., Mukherjee S. K. 2009. Plant growth promotion by a hexavalent chromium reducing bacterial strain, *Cellulosimicrobium cellulans* KUCr3. World J. Microbiol. Biotechnol., 25: 1829-1836.

Chen Y. P., Rekha P. D., Arun A. B., Shen F. T., Lai W. A., Young C. C. 2006. Phosphate solubilizing bacteria from subtropical soil and their tricalcium phosphate solubilizing abilities. Appl. Soil Ecol., 34: 33-41.

Contesto C., Desbrosses G., Lefoulon C., Béna G., Borel F., Galland M., Garnet L., Varoquaux F., Touraine B. 2008. Effects of rhizobacterial ACC deaminase activity on *Arabidopsis* indicate that ethylene mediates local root responses to plant-growth promoting rhizobacteria. Plant Sci., 175: 178-189.

Dimkpa C. O., Merten D., Svatoš A., Büchel G., Kothe E. 2009. Siderophores mediate reduced and increased uptake of cadmium by *Streptomyces tendae* F4 and sunflower (*Helianthus annuus*), respectively. J. Appl. Microbiol., 107: 1687-1696.

Dobbelaere S., Vanderleyden J., Okon Y. 2003. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. Crit. Rev. Plant Sci., 22: 107-149.

Fomina M. A., Alexander I. J., Hillier S., Gadd G. M. 2004. Zinc phosphate and pyromorphite solubilization by soil plant-symbiotic fungi. Geomicrobiol. J., 21: 351-366.

Ganesan V. 2008. Rhizoremediation of cadmium soil using a cadmium-resistant plant growth – promoting rhizopseudomonad. Curr. Microbiol., 56: 403-407.

Glick B. R. 2010. Using soil bacteria to facilitate phytoremediation. Biotechnol. Adv., 28: 367-374.

Gray E. J., Smith D. L. 2005. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. Soil Biol. Biochem., 37: 395-412.

Gügi B., Orange N., Hellio F., Burini J. F., Guillou C., Leriche F., Guespin-Michel J. F. 1991. Effect of growth temperature on several exported enzyme activities in the psychrotropic bacterium *Pseudomonas fluorescens*. J. Bacteriol., 173: 3814-3820.

Hall J. L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. J. Exp. Bot., 53: 1-11.

Hayat R., Ali S., Amara U., Khalid R., Ahmed I. 2010. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. Ann. Microbiol., 60: 579-598.

Igarashi R. Y., Seefeldt L. C. 2003. Nitrogen fixation: the mechanism of the Mo-dependent nitrogenase. Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol., 38:351–384.

Ji G., Silver S. 1995. Bacterial resistance mechanisms for heavy metals of environmental concern. J. Ind. Microbiol., 14: 61-75.

Jiang C. Y., Sheng X. F., Qian M., Wang Q. Y. 2008. Isolation and characterization of a heavy metal-resistant *Burkholderia* sp. from heavy metal-contaminated paddy field soil and its potential in promoting plant growth and heavy metal accumulation in metal-polluted soil. Chemosphere, 72: 157-164.

Kabata-Pendias A., Pendias H. 1993. Biogeochemia pierwiastków śladowych. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Kalitkiewicz A., Kępczyńska E. 2008. Wykorzystanie ryzobakterii do stymulacji wzrostu roślin. Biotechnologia, 81: 102-114.

Kavamura V. N., Esposito E. 2010. Biotechnological strategies applied to the decontamination of soils polluted with heavy metals. Biotechnol. Adv., 28: 61-69.

Khan A. G. 2005. Role of soil microbes in the rhizospheres of plants growing on trace metal contaminated soils in phytoremediation. J. Trace Elem. Med. Biol., 18: 355-364.

Kuiper I., Lagendijk E. L., Bloemberg G. V., Lugtenberg B. J. J. 2004. Rhizoremediation: a beneficial plant-microbe interaction. Mol. Plant-Microbe Int., 17: 6-15.

Kumar K., Singh N., Behlh H. M., Srivastava S. 2008. Influence of plant growth promoting bacteria and its mutant on heavy metal toxicity in *Brassica juncea* grown in fly ash amended soil. Chemosphere, 72: 678-683.

Ma Y., Prasad M. N. V., Rajkumar M., Freitas H. 2011. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. Biotechnol. Adv., 29: 248-258.

Mayak S., Tirosh T., Glick B. R. 2004. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants in salt stress. Plant Physiol. Biochem., 42: 565-572.

McGrath J. W., Hammerschmidt F., Quinn J. P. 1998. Biodegradation of phosphonomycin by *Rhizobium huakuii* PMY1. Appl. Environ. Microbiol., 64: 356-358.

Murset V., Hennecke H., Pessi G. 2012. Disparate role of rhizobial ACC deaminase in root-nodule symbioses. Symbiosis, 57: 43-50.

Nukui N., Ezura H., Yuhashi K. I., Yasuta T., Minamisawa K. 2000. Effects of ethylene precursor and inhibitors for ethylene biosynthesis and perception on nodulation in *Lotus japonicus* and *Macroptilium atropurpureum*. Plant Cell Physiol., 41: 893-897.

Oleńska E., Małek W. 2013. Mechanizmy oporności bakterii na metale ciężkie. Post. Mikrobiol., (w druku).

Ouzounidou G., Moustakas M., Symeonidis L., Karataglis S. 2006. Response of wheat seedlings to Ni stress: effects of supplemental calcium. Arch. Environ. Contam. Toxicol., 50: 346-352.

Pal A., Paul A. K. 2008. Microbial extracellular polymeric substances: central elements in heavy metal bioremediation. Ind. J. Microbiol., 48: 49-64.

Patten C. L., Glick B. R. 1996. Bacterial biosyntesis of indole-3-acetic acid. Can. J. Microbiol., 42: 207-220.

Peters J. W., Szilagyi R. K. 2006. Exploring new frontiers of nitrogenase structure and mechanism. Curr. Opinion Chem. Biol., 10: 101-108.

Rajkumar M, Freitas H. 2008. Effects of inoculation of plant-growth promoting bacteria on Ni uptake by Indian mustard. Bioresour. Technol., 99: 3491-3498.

Rajkumar M., Ae N., Prasad M. N. V., Freitas H. 2009. Potential of siderophore-producing bacteria for improving heavy metal phytoextraction. Trends Biotechnol., 28: 142-149.

Rajkumar M., Sandhya S., Prasad M. N. V., Freitas H. 2012. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. Biotechnol. Adv., 30: 1562-1574.

Richardson A. E., Hadobas P. A. 1997. Soil isolates of *Pseudomonas* spp. that utilize inositol phosphates. Can. J. Microbiol., 43: 509-516.

Satarug S., Baker J. R., Urbenjapol S., Haswell-Elkins M., Reilly P. E. B., Williams D. J., Moore M. R. 2003. A global perspective on cadmium pollution and toxicity in non-occupationally exposed population. Toxicol. Lett., 137: 65-83.

Sheng X. F., Xia J. J., Jiang C. Y., He L. Y. Qian M. 2008. Characterization of heavy metal-resistant endophytic bacteria from rape (*Brassica napus*) roots and their potential in promoting the growth and lead accumulation of rape. Environ. Pollut., 156: 1164-1170.

Shi J. Y., Lin H. R., Yuan X. F., Chen X. C., Shen C. F., Chen Y. X. 2011. Enhancement of copper availability and microbial community changes in rice rhizospheres affected by sulphur. Molecules, 16: 1409-1417.

Sinha S. Mukherjee S. K. 2008. Cadmium-induced siderophore production by a high Cd-resistant bacterial strain relieved Cd toxicity in plants through root colonization. Curr. Microbiol., 56: 55-60.

Stefanowicz A. M., Niklińska M., Kapusta P., Szarek-Łukaszewska G. 2010. Pine forest and grassland differently influence the response of soil microbial communities to metal contamination. Sci. Total Environ., 408: 6134-6141.

Sugawara M., Okazaki S., Nukui N., Ezura H., Mitsui H., Minamisawa K. 2006. Rhizobitoxine modulates plant-microbe interactions by ethylene inhibition. Biotechnol. Adv., 24: 382-388.

Walker T. S. Bais H. P., Grotewold E., Vivanco J. M. 2003. Root exudation and rhizosphere biology. Plant Physiol., 132: 44-51.

Wani P. A., Khan M. S., Zaidi A. 2008. Effect of metal-tolerant plant growth-promoting *Rhizobium* on the performance of pea grown in metal-amended soil. Arch. Environ. Contam. Toxicol., 55: 33-42.

Wu S. C., Cheung K. C., Luo Y. M., Wong M. H. 2006. Effects of inoculation of plant-growth promoting rhizobacteria on metal uptake by *Brassica juncea*. Environ. Pollut., 140: 124-135.

Van Loon L. C. 2007. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. Eur. J. Plant Pathol., 119: 243-254.

Zaidi S., Usmani S., Singh B. R., Musarrat J. 2006. Significance of *Bacillus subtilis* strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea*. Chemosphere, 64: 991-997.

Zhuang X., Chen J., Shim H., Bai Z. 2007. New advances in plant growth-promoting rhizobacteria for bioremediation. Environ. Int., 33: 406-413.

# 9 Demografia wybranych populacji roślin zielnych w długoterminowych badaniach eksperymentalnych w zmieniających się warunkach środowiska pod wpływem zaburzeń

Grażyna **Łaska**

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul. Wiejska 45A, 15-351 Białystok
e-mail: g.laska@pb.edu.pl

## Streszczenie

W niniejszej pracy dokonano analizy zmienności cech demograficznych wybranych populacji roślin zielnych w 22-letnim cyklu badań eksperymentalnych (1990-2012), w zastępczym zbiorowisku grądowym z kręgu *Tilio-Carpinetum*, na terenie Arboretum w Kopnej Górze, w Puszczy Knyszyńskiej. W ocenie zmienności demograficznej analizowano strukturę przestrzenną, strukturę wieku, zmiany liczebności osobników oraz strategie kolonizacji i strategie życia gatunków, uwzględniając mechanizm i tempo wymiany gatunków oraz przebieg migracji, kolonizacji i rekolonizacji zaburzonej powierzchni.

W badaniach stwierdzono, że w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum*, w procesie sukcesji wtórnej wymuszonej antropogenicznie, następują istotne zmiany cech demograficznych badanych populacji roślin zielnych. W początkowym okresie badań (1990), tempo wymiany gatunków jest szybkie. Istotnie zwiększają one swoją liczebność, tworząc mozaiki jednogatunkowych agregacji bądź większe skupienia. W kolejnych latach (1992-2005), następują dalsze zmiany cech demograficznych populacji, o których w głównym stopniu decyduje zdolność roślin do kolonizowania wolnej przestrzeni i przetrwania na zasiedlonym miejscu. W nowo powstałych kompozycjach florystycznych występują zarówno eutroficzne i mezotroficzne gatunki grądowe, jak również gatunki związane z antropogenicznie przekształconymi siedliskami (borowe, porębowe, ruderalne, towarzyszące). W latach 2007-2012, gatunki borowe, porębowe, ruderalne i towarzyszące zmniejszają wielkość populacji, aż do całkowitej regresji z poletek badawczych. Analiza cech demograficznych badanych populacji, na przestrzeni 22. lat badań, wykazuje kierunkowe zmiany, zbieżne z zainicjowanymi zmianami sukcesyjnymi, prowadzącymi do odtworzenia zbiorowiska grądowego *Tilio-Carpinetum*.

**Słowa kluczowe:** struktura ekologiczna populacji, mechanizmy zasiedlania, sukces kolonizacyjny, tempo wymiany gatunków, strategie życia gatunków

## 9.1. Wstęp

Zmiany antropogeniczne zbiorowisk leśnych w głównej mierze są wynikiem oddziaływania gospodarki leśnej (Nyland 2002; FAO 2007). Przyczyniło się do tego wcześniej stosowane użytkowanie rębne drzewostanów i odnawianie sztuczne powierzchni zrębowych obcymi siedliskowo gatunkami drzew. W wyniku stosowanej praktyki leśnej, powstały różnorodne postacie leśnych zbiorowisk zastępczych, które swoim składem gatunkowym i strukturą pionową odbiegają znacznie od kompozycji i budowy zbiorowisk naturalnych (Łaska 2006). Skłania nas to do poszukiwania nowych i odmiennych metod podniesienia ogólnej kondycji zbiorowisk leśnych (Farrell 2000; Augustoa i in. 2001; Larsson, Danell 2001; Hartley 2002; Lindenmayer, Franklin 2002). Szczególną rolę odgrywają tu długoterminowe badania eksperymentalne, prowadzone na stałych powierzchniach, które pozwalają na obserwacje niezakłóconego przebiegu spontanicznych przemian w kierunku odbudowy niegdyś istniejących, wielowarstwowych i wielogatunkowych drzewostanów oraz obiektywną ocenę strukturotwórczej roli poszczególnych gatunków w toku zachodzących zmian (Bengtsson i in. 2000; Carey 2003; Götmark i in. 2005; Keeton 2006; Seymour i in. 2006). Sposób odbudowy zniekształconego układu jest przejawem dynamiki populacji, przejawem zmian w strukturze i funkcjonowaniu danej populacji, opisanych w określonym miejscu i czasie (Dale i in. 2002; Mayer i in. 2004). W niniejszej pracy przyjęto wcześniej udowodnioną tezę (Łaska 1996), że demografię wybranych populacji roślin można traktować jako miarę natężenia procesów dynamicznych. Wielu autorów potwierdza fakt, że badania populacji stanowią istotę poznania przebiegu procesów ekologicznych i praw kierujących przemianami i rozwojem zbiorowisk (Peltzer i in. 2000; Onaindiaa i in. 2004; Pykälä 2004). Na podstawie zmienności cech demograficznych populacji możemy dokonać oceny roli poszczególnych gatunków, jako promotorów lub inhibitorów badanych procesów, jak również określić, jaki jest mechanizm i tempo wymiany gatunków oraz przebieg migracji, kolonizacji i rekolonizacji zaburzonych zbiorowisk (Łaska 2004; Falińska 2012). Celem niniejszej pracy jest ocena zmienności cech demograficznych wybranych populacji roślin zielnych w wieloletnim cyklu badań eksperymentalnych (1990-2012), w leśnym zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum* na terenie Arboretum w Kopnej Górze, w Puszczy Knyszyńskiej.

## **9.2.** Teren badań

Puszcza Knyszyńska jest to rozległy kompleks leśny położony w północno-wschodniej Polsce, w województwie podlaskim. Obejmuje ona obszaar o powierzchni 1267,02 km², z którego 744,47 km² zajmuje Park Krajobrazowy Puszczy Knyszyńskiej (GUS 2011) (Ryc. 9.1).




**Ryc. 9.1.** Lokalizacja eksperymentalnej powierzchni badawczej w leśnym zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum* w Arboretum w Kopnej Górze, na terenie Puszczy Knyszyńskiej

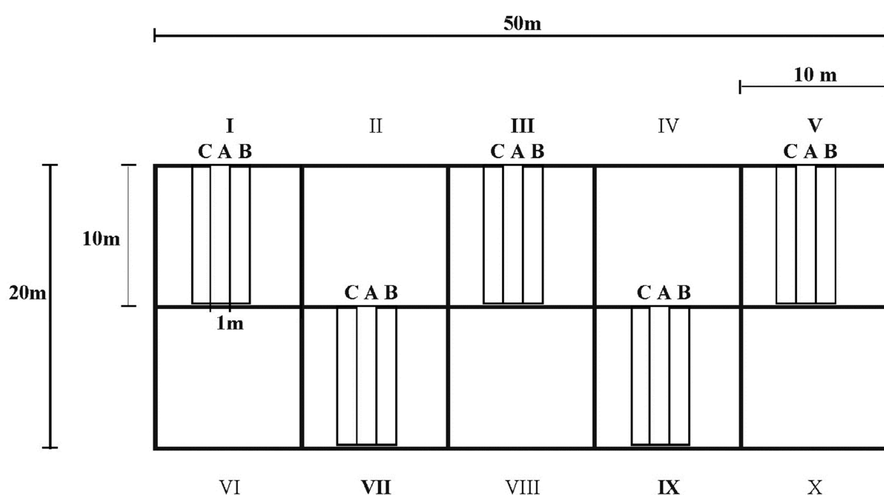
Źródło: (Łaska 2006, zmienione)

Arboretum w Kopnej Górze powstało w 1988 roku, w centrum Puszczy Knyszyńskiej, nad rzeką Sokołdą, 33 km na wschód od Białegostoku (Ryc. 9.1). Jest to leśny obiekt dendrologiczny o powierzchni ok. 26 ha, który stanowi bazę naukowo-dydaktyczną. Fragment jego obszaru stanowią trzy eksperymentalne powierzchnie

badawcze, reprezentujące charakterystyczne dla Puszczy Knyszyńskiej siedliska grądowe. Siedliska grądu typowego *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962 występują u podnóża rozległego wzgórza kemowego, na wysokości poniżej 135 m n.p.m.. Związane są one z utworami pochodzenia wodnolodowcowego, które zalegają na glinie zwałowej i osadziły się w wyniku denudacji kemu w okresie postglacjalnym. Charakteryzuje je gleba brunatna kwaśna bielicowana (Łaska 1998). Szczegółowe charakterystyki fitosocjologiczne i glebowo-chemiczne z tego terenu zawarte są w pracach Łaskiej (2004, 2006).

## **9.3.** Metody badań

Eksperyment badawczy polegał na introdukcji monolitów gleby z naturalnej biocenozy grądu typowego *Tilio-Carpinetum* z rezerwatu Czołnowo w Puszczy Knyszyńskiej, do układu zaburzonego pod wpływem zrębu zupełnego. W tym celu, w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum*, w 1989 roku, założono stałą powierzchnie badawczą w kształcie prostokąta o wielkości 20 × 50 m (1000 m$^2$), podzieloną na 10 pól kwadratowych o wielkości 10 × 10 m (100 m$^2$) (Ryc. 9.2).




**Ryc. 9.2.** Schemat stałej powierzchni do badań eksperymentalnych w grądowym zbiorowisku zastępczym w Arboretum w Kopnej Górze, na terenie Puszczy Knyszyńskiej

Objaśnienia: I, III, V, VII, IX – numery kwadratów, w których dokonano introdukcji gleby z runem i propagulami. A – poletka z introdukowaną glebą; B, C – poletka z roślinnością zaburzoną

Źródło: opracowanie własne.

Na pięciu kwadratach w układzie szachownicowym (kwadraty: I, III, V, VII, IX) zdarto pasy środkowe szerokości 1 m i głębokości 10-15 cm, i introdukowano monolity gleby z runem i nasionami (określone w tekście, jako introdukowane runo). Na poletkach z introdukowanym runem zasadzono także drzewa liściaste (lipę, klon, grab, wiąz, jesion), w wieku 2-7 lat, stosując więźbę 2 × 2 m. W pracy wykorzystano materiały badawcze 22-letniego (1990-2012) cyklu wieloletnich obserwacji.

W eksperymencie badawczym analizowano zmienność cech demograficznych 22. populacji roślin zielnych[1] na podstawie ich struktury przestrzennej, struktury wieku oraz dynamiki liczebności osobników w populacji. W celu określenia struktury przestrzennej populacji, powierzchnie badawcze o wielkości 150 $m^2$, obejmujące pasy roślinności z introdukowanym runem (pasy A – 50 $m^2$) i sąsiadujące z nimi bezpośrednio po obu stronach pasy roślinności rozwijające się spontanicznie po zaburzeniu (pasy B i C – 100 $m^2$), podzielono na mniejsze poletka podstawowe o wielkości 1 $m^2$ (Ryc. 9.2).

Cykliczne (co 2-3 lata), badania terenowe prowadzono w dwóch terminach: w kwietniu, uwzględniając aspekt wczesnowiosenny geofitów oraz w lipcu – w pełni sezonu wegetacyjnego. W celu charakterystyki fitosocjologicznej zbiorowiska zastępczego, zdjęcia fitosocjologiczne wykonywano na całej powierzchni badawczej, w każdym z 10. kwadratów o wielkości 100 $m^2$ (10 zdjęć) oraz na poletkach podstawowych o wielkości 1 $m^2$ (150 zdjęć fitosocjologicznych, w tym po 50 na pasach A, B i C). Na każdym poletku podstawowym o wielkości 1 $m^2$ kartowano rozmieszczenie osobników wybranych populacji, z uwzględnieniem ich frekwencji, pokrycia i zagęszczenia. Kartogramy przestrzennego rozmieszczeniem gatunków wykonano w skali 1:100. W trakcie badań określano liczebność każdej z 22. wybranych populacji roślin zielnych, z uwzględnieniem faz rozwojowych osobników (juwenilnej, wegetatywnej, generatywnej i senilnej). Dało to podstawy do określenia wzorców rozmieszczenia przestrzennego i oceny zdolności rozprzestrzeniania się populacji (ekspansja, regresja) oraz poznania struktury wieku i określenia roli poszczególnych gatunków w procesie kształtowania mozaikowej struktury roślinności.

---

[1] Populacje wybranych gatunków:
– grądowych – *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Milium effusum*, *Galium odoratum*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus lanuginosus*, *Dentaria bulbifera*, *Lathyrus vernus*, *Anemone nemorosa*, *Carex digitata*, *Mycelis muralis*, *Hepatica nobilis*, *Melica nutans*;
– nie grądowych – *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Rubus idaeus*, *Fragaria vesca*, *Urtica dioica*, *Polygonatum odoratum*, *Ajuga reptans*, *Maianthemum bifolium*.

## 9.4. Wyniki badań

Analizy zmienności cech demograficznych wybranych populacji roślin zielnych w 22-letnim cyklu badań eksperymentalnych (1990-2012) dokonano na podstawie zachodzących zmian w strukturze przestrzennej (frekwencji, pokryciu, zagęszczeniu i rozmieszczeniu osobników), strukturze wieku oraz liczebności osobników w populacji.

### 9.4.1. Różnicowanie się struktury przestrzennej populacji

W zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum*, w procesie sukcesji wtórnej wymuszonej antropogenicznie, następują istotne zmiany struktury przestrzennej wybranych populacji roślin zielnych. W początkowych latach badań (1990-1992), na poletkach stwierdzono stopniowy wzrost bogactwa florystycznego, zarówno na pasach z runem introdukowanym, jak i z roślinnością spontaniczną (Tab. 9.1). Kształtowanie się mozaikowej struktury roślinności, w latach 1992-2003, w znacznym stopniu jest uzależnione od początkowych etapów rozwoju badanych populacji, po użytkowaniu rębnym drzewostanu grądu typowego i obecności tych gatunków, które zostały dostarczone z glebą na poletka z introdukowanym runem, oraz licznie występują na poletkach z roślinnością zaburzoną. Struktura przestrzenna badanych populacji ma charakter dynamiczny, a zmiany rozmieszczenia osobników w przestrzeni w dużej mierze zależą od właściwości biologicznych poszczególnych gatunków. Stwierdzono, że pasy z roślinnością zaburzoną (B i C) są rekolonizowane przez eutroficzne gatunki grądowe o wąskiej amplitudzie ekologicznej (*Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*). Mezotroficzne gatunki grądowe o szerokiej amplitudzie ekologicznej (*Anemone nemorosa*, *Carex digitata*) oraz gatunki borowe (*Vaccinium myrtillus*) licznie występujące na zaburzonych poletkach B i C, migrują w odwrotnym kierunku, zasiedlając pasy z runem introdukowanym (A). Inne tendencje odnotowano w populacjach gatunków porębowych (*Rubus idaeus*, *Fragaria vesca*), których równie wysoka liczebność na obu typach poletek (A oraz B i C) powoduje, iż w obu kierunkach (z A na B i C oraz z B i C na A) rozprzestrzeniają się one podobnie.

W latach 1990-2012, określono następujące zmiany frekwencji, pokrycia i zagęszczenia osobników w populacjach roślin zielnych (Tab. 9.1):

**Tabela 9.1.** Charakterystyka struktury przestrzennej wybranych populacji warstwy zielnej w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum* w Arboretum w Kopnej Górze, na terenie Puszczy Knyszyńskiej w latach 1990-2012

| Typ powierzchni | | A Runo introdukowane | | | | | | | | | B Spontaniczny rozwój runa | | | | | | | | | C Spontaniczny rozwój runa | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lata badań | | 1990 | 1992 | 1996 | 1998 | 2001 | 2003 | 2005 | 2007 | 2012 | 1990 | 1992 | 1996 | 1998 | 2001 | 2003 | 2005 | 2007 | 2012 | 1990 | 1992 | 1996 | 1998 | 2001 | 2003 | 2005 | 2007 | 2012 |
| Pokrycie warstwy zielnej (%) | | 45.0 | 62.7 | 8.3 | 6,2 | 40.84 | 31,7 | 47,9 | 25,4 | 35,6 | 38.1 | 63.4 | 2.8 | 4,9 | 40.84 | 28,7 | 40,9 | 20,4 | 18,65 | 34.4 | 63.6 | 8.9 | 9,7 | 40.65 | 27,9 | 43,5 | 22,7 | 15,3 |
| Liczba gatunków na 50 m² | | 64 | 65 | 75 | 83 | 70 | 52 | 64 | 58 | 38 | 58 | 66 | 72 | 69 | 66 | 48 | 55 | 52 | 33 | 55 | 63 | 69 | 73 | 83 | 51 | 66 | 61 | 36 |
| ***O. FAGETALIA*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Stellaria holostea*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| **Frekwencja [%]** | **1.** | 94 | 20 | 54 | 74 | 86 | 82 | 88 | 84 | 64 | 36 | 28 | 50 | 68 | 76 | 76 | 80 | 80 | 54 | 34 | 34 | 56 | 72 | 71 | 84 | 86 | 74 | 52 |
| **Pokrycie [osob./ 1 m² ]** | **2.** | 16.6 | 0.67 | 5.04 | 6,76 | 4.69 | 5,63 | 13 | 4,67 | 2,45 | 0.54 | 3.47 | 6.44 | 9,16 | 8.19 | 7,19 | 11,5 | 5,44 | 1,41 | 0.81 | 3.3 | 7.53 | 13,1 | 10.69 | 9,63 | 20,7 | 5,58 | 2,05 |
| **Liczba osobników na 50 m²** | **3.** | 3478 | 165 | 318 | 782 | 716 | 782 | 814 | 372 | 310 | 222 | 266 | 556 | 872 | 842 | 800 | 689 | 327 | 186 | 201 | 302 | 620 | 990 | 1180 | 1301 | 1183 | 375 | 246 |
| **Zagęszczenie [osob./ m² ]** | **4.** | 69.6 | 3.3 | 6.36 | 15,6 | 14.32 | 15,6 | 16,3 | 7,44 | 6,2 | 4.44 | 5.3 | 11.12 | 17,4 | 16.84 | 16 | 13,8 | 6,54 | 3,72 | 4.02 | 6.04 | 12.4 | 19,8 | 23.6 | 26 | 23,7 | 7,5 | 4,92 |
| ***Galeobdolon luteum*** | **1.** | 74 | 60 | 64 | 64 | 64 | 90 | 72 | 84 | 86 | 12 | 32 | 42 | 38 | 50 | 52 | 64 | 52 | 60 | - | 16 | 12 | 14 | 24 | 38 | 56 | 58 | 74 |
| | **2.** | 1.19 | 4.34 | 1.69 | 3,21 | 4.41 | 5,91 | 10 | 5,29 | 5,97 | 0.24 | 0.35 | 0.76 | 1,54 | 2.95 | 1,41 | 4,77 | 1,02 | 3,39 | - | 0.46 | 0.15 | 0,26 | 0.51 | 1,35 | 2,2 | 2,78 | 2,26 |
| | **3.** | 345 | 539 | 149 | 259 | 361 | 411 | 554 | 366 | 592 | 33 | 176 | 85 | 204 | 193 | 191 | 270 | 183 | 288 | - | 96 | 23 | 40 | 119 | 110 | 184 | 200 | 330 |
| | **4.** | 6.9 | 10.8 | 2.98 | 5,18 | 7.22 | 8,22 | 11,1 | 7,32 | 11,84 | 0.66 | 3.52 | 1.7 | 4,08 | 3.86 | 3,82 | 5,4 | 3,66 | 5,8 | - | 1.92 | 0.46 | 0,8 | 2.38 | 2,2 | 3,68 | 4 | 6,60 |
| ***CL. QUERCO-FAGETEA*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Anemone nemorosa*** | **1.** | 88 | 90 | 98 | 98 | 82 | 72 | 100 | 98 | 100 | 6 | 20 | 56 | 62 | 58 | 48 | 64 | 82 | 92 | 12 | 20 | 42 | 56 | 48 | 40 | 68 | 86 | 86 |
| | **2.** | 0.9 | 11.58 | 24.3 | 13,4 | 5.4 | 0,36 | 2 | 40,5 | 49,74 | 0.21 | 1.08 | 1.82 | 0,86 | 0.29 | 0,24 | 2,07 | 11 | 23,92 | 0.24 | 1.25 | 4.13 | 1,15 | 0.24 | 0,2 | 0,94 | 4,94 | 15,8 |
| | **3.** | 380 | 950 | 3201 | 2577 | 337 | 131 | 1765 | 4033 | 5079 | 42 | 99 | 385 | 690 | 111 | 75 | 632 | 1504 | 3335 | 69 | 156 | 575 | 517 | 93 | 45 | 326 | 1223 | 2349 |
| | **4.** | 7.6 | 19.0 | 64.02 | 51,5 | 6.74 | 2,62 | 35,3 | 80,7 | 101,6 | 0.84 | 2.0 | 7.7 | 13,8 | 2.22 | 1,5 | 12,6 | 30,1 | 66,7 | 1.38 | 3.12 | 11.5 | 10,4 | 1.86 | 0,9 | 6,52 | 24,5 | 47 |
| ***CL. VACCINIO-PICEETEA*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Vaccinium myrtillus*** | 1. | 6 | 16 | 22 | 44 | 44 | 40 | 44 | 36 | 32 | 26 | 24 | 24 | 34 | 30 | 34 | 28 | 34 | 42 | 34 | 24 | 32 | 48 | 44 | 42 | 50 | 42 | 24 |
| | 2. | 0.03 | 0.47 | 1.06 | 1,58 | 2.93 | 1,93 | 3,73 | 2,53 | 0,93 | 0.22 | 1.28 | 1.66 | 2,18 | 2.88 | 6,1 | 6,36 | 5,26 | 1,77 | 0.44 | 0.5 | 1.84 | 2,75 | 1.77 | 2,61 | 4,35 | 3,34 | 0,87 |
| | 3. | 12 | 31 | 138 | 193 | 220 | 181 | 274 | 161 | 108 | 76 | 80 | 243 | 194 | 269 | 278 | 347 | 188 | 151 | 124 | 107 | 141 | 174 | 204 | 205 | 307 | 173 | 117 |
| | 4. | 0.24 | 0.62 | 2.76 | 3,86 | 4.4 | 1,86 | 5,48 | 3,22 | 2,16 | 1.52 | 1.16 | 4.86 | 3,88 | 5.38 | 5,56 | 6,98 | 3,76 | 3,02 | 2.48 | 2.14 | 2.82 | 3,48 | 4.08 | 4,1 | 4,14 | 3,46 | 2,34 |
| ***CL. EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Rubus idaeus*** | 1. | 74 | 98 | 94 | 84 | 64 | 12 | 8 | - | - | 74 | 96 | 94 | 84 | 66 | 10 | 10 | - | - | 76 | 100 | 92 | 84 | 48 | 20 | 16 | 10 | - |
| | 2. | 1.69 | 25.08 | 12.2 | 5,81 | 0.51 | 0,06 | 0,04 | - | - | 6.53 | 28.67 | 16.2 | 9,37 | 1.09 | 0,05 | 0,05 | - | - | 4.22 | 31.85 | 19.2 | 8,83 | 1.19 | 0,1 | 0,08 | 0,05 | - |
| | 3. | 297 | 951 | 393 | 214 | 45 | 7 | 6 | - | - | 433 | 1144 | 553 | 292 | 106 | 6 | 5 | - | - | 344 | 1226 | 656 | 275 | 94 | 13 | 7 | 11 | - |
| | 4. | 5.94 | 19.02 | 7.86 | 4,28 | 0.9 | 0,14 | 0,12 | - | - | 8.66 | 22.88 | 11.06 | 5,84 | 2.12 | 0,12 | 0,1 | - | - | 6.88 | 24.52 | 13.12 | 5,5 | 1.88 | 0,26 | 0,14 | 0,22 | - |
| **Towarzyszące** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Maianthemum bifolium*** | 1. | 8 | 16 | 32 | 38 | 38 | 36 | 36 | 30 | 16 | 24 | 18 | 32 | 20 | 42 | 32 | 32 | 32 | 22 | 18 | 30 | 26 | 30 | 30 | 30 | 34 | 32 | 16 |
| | 2. | 0.32 | 3.22 | 2.04 | 0,19 | 0.38 | 0,18 | 0,37 | 0,37 | 0,8 | 1.58 | 1.62 | 2.65 | 1,16 | 0.97 | 1,13 | 0,92 | 0,55 | 0,29 | 0.27 | 3.84 | 2.43 | 0,15 | 0.72 | 0,15 | 0,17 | 0,16 | 0,17 |
| | 3. | 82 | 215 | 207 | 185 | 158 | 130 | 44 | 53 | 14 | 277 | 222 | 534 | 348 | 385 | 213 | 130 | 121 | 38 | 91 | 578 | 256 | 190 | 166 | 138 | 70 | 54 | 33 |
| | 4. | 1.64 | 4.3 | 4.14 | 3,7 | 3.16 | 2,6 | 0,88 | 1,06 | 0,28 | 5.54 | 4.44 | 10.68 | 6,96 | 7.7 | 4,26 | 2,6 | 2,42 | 0,76 | 1.82 | 11.56 | 5.12 | 3,8 | 3.32 | 2,76 | 1,4 | 1,08 | 0,66 |
| ***Rubus saxatilis*** | 1. | 30 | 12 | 6 | 22 | 20 | 16 | 18 | 10 | 6 | 22 | 10 | 10 | 16 | 22 | 18 | 14 | 12 | 2 | 46 | 10 | 14 | 22 | 14 | 16 | 20 | 12 | 4 |
| | 2. | 0.24 | 0.06 | 0.31 | 0,3 | 0.48 | 0,86 | 0,04 | 0,81 | 0,03 | 0.32 | 0.24 | 0.52 | 1,03 | 0.49 | 0,96 | 0,05 | 1,01 | 0,01 | 1.35 | 0.43 | 0.63 | 0,11 | 0.45 | 0,46 | 0,08 | 0,44 | 0,02 |
| | 3. | 80 | 10 | 15 | 31 | 30 | 26 | 47 | 37 | 5 | 47 | 10 | 27 | 35 | 63 | 31 | 50 | 34 | 3 | 119 | 16 | 25 | 27 | 29 | 23 | 46 | 16 | 5 |
| | 4. | 1.6 | 0.2 | 0.3 | 0,62 | 0.6 | 0,52 | 0,94 | 0,74 | 0,1 | 0.94 | 0.2 | 0.54 | 0,7 | 1.26 | 0,62 | 1 | 0,68 | 0,06 | 2.38 | 0.32 | 0.5 | 0,54 | 0.58 | 0,46 | 0,92 | 0,32 | 0,1 |

Źródło: wyniki autora.

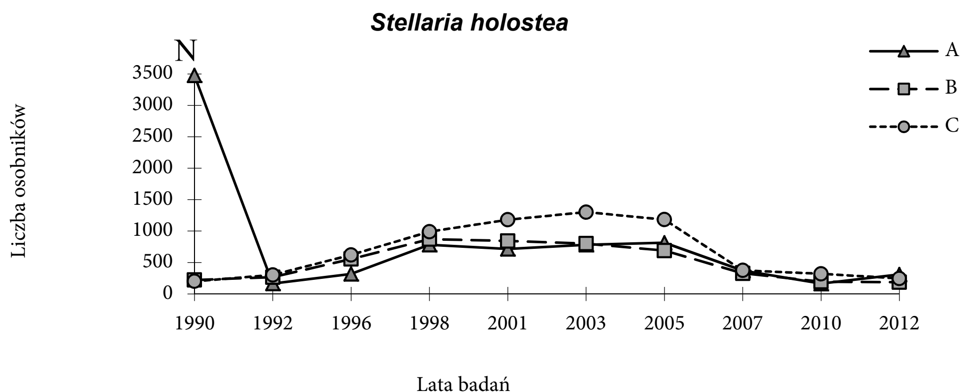
- Populacje eutroficznych gatunków grądowych z rzędu *Fagetalia* oraz mezotroficzne gatunki grądowe z klasy *Querco-Fagetea* wykazują wzrost frekwencji, pokrycia i zagęszczenia osobników na poletkach z roślinnością spontaniczną (B i C) oraz fluktuacje frekwencji, pokrycia i zagęszczenia osobników na wysokim poziomie, na poletkach z introdukowanym runem (A).
- Populacje gatunków borowych z klasy *Vaccinio-Piceetea* i mezotroficznych gatunków towarzyszących, wykazują fluktuacje frekwencji, pokrycia i zagęszczenia osobników na niskim poziomie, zarówno na poletkach z introdukowanym runem (A), jak i na poletkach z roślinnością spontaniczną (B i C).
- Populacje gatunków porębowych z klasy *Epilobietea angustifolii* i ruderalnych z klasy *Artemisietea* wykazują stopniowy spadek frekwencji, pokrycia i zagęszczenia osobników w kierunku całkowitej regresji populacji, na obu typach poletek (A, B i C).

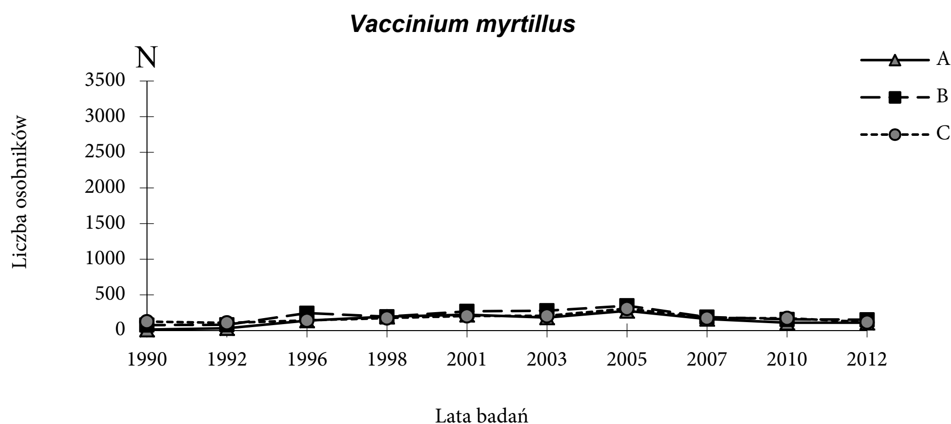
### **9.4.2.** Zmiany liczebności populacji

W latach 1990-2012, zmiany liczebności wybranych populacji roślin zielnych w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum* są następujące (Ryc. 9.3):

- Populacje eutroficznych gatunków grądowych z rzędu *Fagetalia* i mezotroficznych gatunków grądowych z klasy *Querco-Fagetea* wykazują wzrost liczby osobników, zarówno na pasach z runem introdukowanym, jak i z roślinnością spontaniczną.
- Populacje gatunków borowych klasy *Vaccinio-Piceetea*, porębowych klasy *Epilobietea angustifolii*, ruderalnych klasy *Artemisietea* i im towarzyszących wykazują spadek liczby osobników, na obu typach poletek (A, B i C), w kierunku całkowitej regresji populacji z powierzchni eksperymentalnych.

Kierunkowe zmiany liczby osobników z poszczególnych grup syngenetycznych, na przestrzeni 22. lat badań, są zbieżne z zainicjowanymi zmianami sukcesyjnymi, prowadzącymi do odtworzenia typowej postaci zbiorowiska grądowego *Tilio-Carpinetum*.



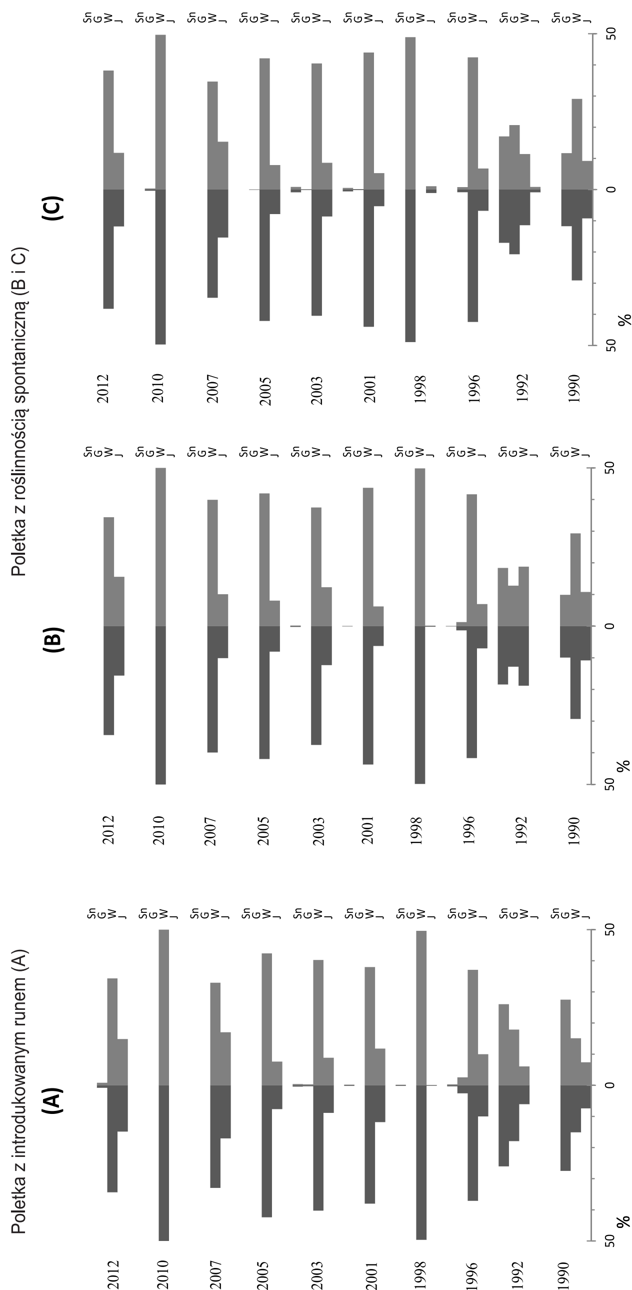



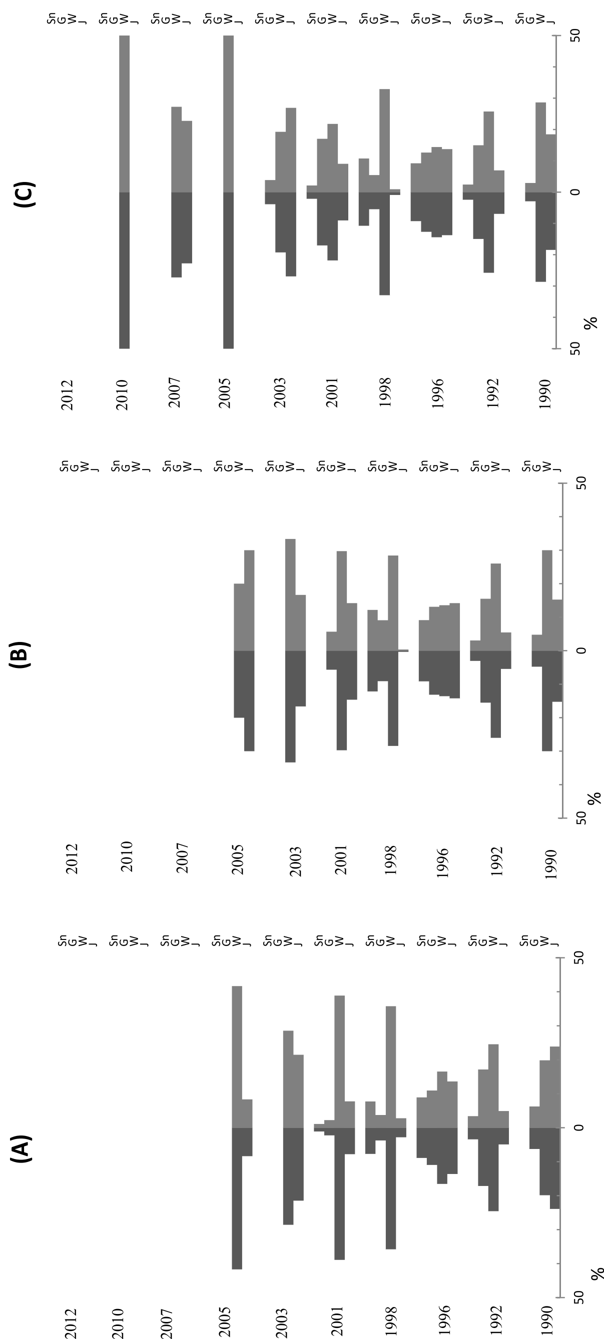

**Ryc. 9.3.** Zmiany liczebności osobników wybranych populacji roślin zielnych, w latach 1990-2012, w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum* w Arboretum w Kopnej Górze, na terenie Puszczy Knyszyńskiej

Objaśnienia: Poletka eksperymentalne: A – z indrukowanym runem; B, C – z roślinnością spontaniczną

## **9.4.3.** Struktura wieku populacji i jej zmiany w czasie

W początkowym okresie badań (1990) rozkłady wiekowe eutroficznych gatunków grądowych z rzędu *Fagetalia* i mezotroficznych gatunków grądowych z klasy *Querco-Fagetea* charakteryzuje wysoki udział osobników w fazie generatywnej (nawet do 80%) (Ryc. 9.4).


Stellaria holostea
Poletka z introdukowanym runem (A)
Poletka z roślinnością spontaniczną (B i C)
(A)
(B)
(C)
2012
2010
2007
2005
2003
2001
1998
1996
1992
1990
50
0
50
%




**Ryc. 9.4.** Zmiany struktury faz rozwojowych wybranych populacji roślin zielnych, w latach 1990-2012, w zbiorowisku zastępczym *Tilio-Carpinetum* w Arboretum w Kopnej Górze, na terenie Puszczy Knyszyńskiej

Objaśnienia:
J – juwenilne,
W – wegetatywne,
G – generatywne,
Sn – senilne

W kolejnych latach badań, udział osobników w fazie generatywnej ulega stopniowemu zmniejszeniu, a w rozkładach wiekowych dominują osobniki w fazie juwenilnej (do 57%) i wegetatywnej (powyżej 60%), co świadczy o szybkim rozwoju populacji.

W populacjach gatunków borowych z klasy *Vaccinio-Piceetea* oraz towarzyszących, na początku eksperymentu, na pasach z runem introdukowanym występowały jedynie osobniki w fazie juwenilnej i wegetatywnej, a na pasach z roślinnością spontaniczną zaobserwowano również niewielki udział osobników w fazie senilnej (ok. 8%). W kolejnych latach, rozkład wiekowy populacji nie ulegał większym zmianom, i obecnie są one najliczniej reprezentowane przez osobniki wegetatywne. W populacjach gatunków porębowych z klasy *Epilobietea angustifolii* i ruderalnych z klasy *Artemisietea*, w roku 1990, na pasach z introdukowanym runem dominują osobniki w fazie juwenilnej (do 50%) i w fazie wegetatywnej (do 60%). Na pasach z roślinnością spontaniczną większy jest udział osobników wegetatywnych (do 60%) i generatywnych (do 10%) niż osobników młodych (do 38%). W kolejnych latach badań, populacje te wykazują zaburzone rozkłady wiekowe, co jest efektem spadku liczebności osobników w populacji lub ich regresji (Ryc. 9.4).

### **9.4.4.** Mechanizmy zasiedlania oraz tempo wymiany gatunków

Zainicjowane zmiany sukcesyjne przyspieszyły proces wymiany gatunków w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum*. W początkowym okresie badań (1990) tempo wymiany gatunków jest szybkie, co jest charakterystyczne dla populacji eutroficznych gatunków grądowych z rzędu Fagetalia. Gatunki te bardzo szybko zwiększają liczbę osobników, tworząc mozaiki jednogatunkowych agregacji (*Stellaria holostea*) bądź większe skupienia (*Galeobdolon luteum, Anemone nemerosa*, *Milium effusum*). W 1990 roku są one obecne tylko na poletkach z introdukowanym runem (struktura przestrzenna łanowa lub gradientowa), a w kolejnych latach kolonizują poletka z roślinnością zaburzoną, na których wcześniej nie występowały. Populacje mezotroficznych gatunków grądowych, populacje gatunków borowych, porębowych i ruderalnych, w początkowym okresie badań (1990-1992), koncentrują się głównie na pasach z roślinnością spontaniczną (gradientowa struktura przestrzenna), skąd w kolejnych latach badań (1992-2007), osobniki stopniowo migrują na pasy z runem introdukowanym, tworząc skupiska.

W latach 1992-2005 następują dalsze zmiany liczby osobników, o czym w głównym stopniu decyduje zdolność roślin do kolonizowania wolnej przestrzeni i przetrwania na zasiedlonym miejscu. W nowo powstałych kompozycjach florystycznych występują zarówno eutroficzne i mezotroficzne gatunki grądowe właści-

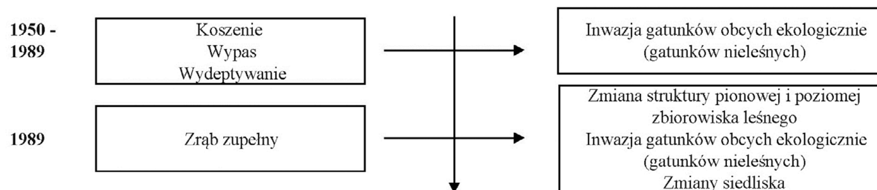
we dla świeżych lasów liściastych, jak również gatunki związane z ubogimi, kwaśnymi siedliskami borowymi (borowe, porębowe, ruderalne, towarzyszące). W latach 2007-2012 następuje stopniowe rozprzestrzenianie się na pasy z roślinnością spontaniczną gatunków grądowych (zwiększających liczbę osobników) oraz spadek liczby gatunków borowych, porębowych i ruderalnych. Eutroficzne i mezotroficzne gatunki grądowe występują w postaci mało- lub wielkopowierzchniowych skupisk, zasiedlając głównie luki udostępnione w wyniku regresji populacji gatunków borowych, porębowych i ruderalnych, które zanikają ze względu na ekspansywny rozwój podokapowej warstwy liściastego drzewostanu i podszycia oraz silną konkurencję ze strony gatunków grądowych. Populacje eutroficznych i mezotroficznych gatunków grądowych, w toku przemian roślinności, wykazują tendencje do trwania w zbiorowisku i zwiększania areałów swojego występowania.

### **9.4.5.** Strategie życia gatunków a ich rola w procesach przemian

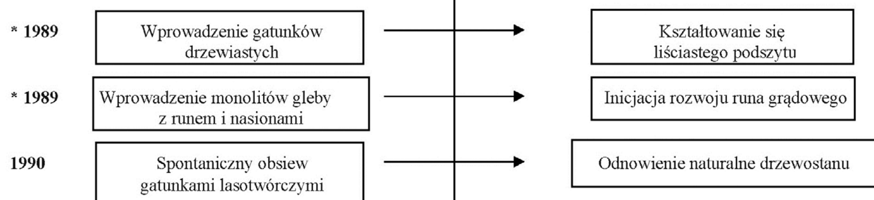
Charakter dynamiki populacji jest określony strategią życia gatunków, to jest takimi cechami osobników, które umożliwiają im kolonizowanie otwartych przestrzeni. Wielkość i pokrój, trwałość organów i sposób ich wegetatywnego odnawiania oraz typ rozmnażania – to cechy, które w największym stopniu decydują o roli gatunków w procesie kształtowania struktury roślinności. Gatunki mogą stymulować przebieg zmian sukcesyjnych w badanym zbiorowisku i inicjować powstawanie nowych kompozycji florystycznych (tzw. promotorzy) lub ograniczać przebieg zmian sukcesyjnych (tzw. inhibitorzy). Populacje eutroficznych gatunków grądowych z rzędu *Fagetalia* i mezotroficznych gatunków grądowych z klasy *Querco-Fagetea* inicjują powstanie nowych kompozycji florystycznych. W początkowej fazie sukcesji, gatunki te charakteryzują się wysoką płodnością oraz skutecznymi typami reprodukcji (anemochoria, barochoria, myrmekochoria). W późniejszych latach, rozbudowują one przede wszystkim organy wegetatywne, podziemne i nadziemne rozłogi, co pozwala im nie tylko utrzymać się na zdobytym miejscu, lecz zasiedlać nowe miejsca zwartym frontem (*Galeobdolon luteum*, *Anemone nemerosa*), bądź wnikać pojedynczymi rozłogami (*Stellaria holostea*, *Galium odoratum*) pomiędzy gatunki borowe i porębowe. Możliwość stosowania różnych strategii kolonizacyjnych (falanga, partyzantka) oraz mocne i trwałe organy podziemne lub też długie, pełzające naziemne rozłogi, pozwalają im zasiedlać coraz większe areały, co wpływa na ich sukces kolonizacyjny. Populacje gatunków borowych, porębowych i ruderalnych, w początkowym okresie badań, znacznie ograniczały przebieg zmian sukcesyjnych.

*TILIO-CARPINETUM*

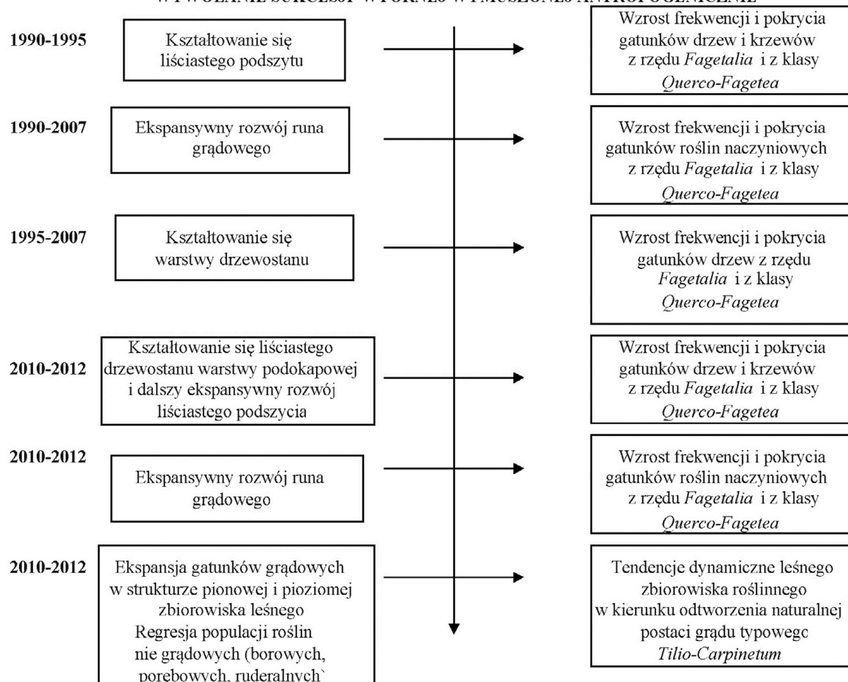
**- ZBIOROWISKO NATURALNE -**




***Tilio-Carpinetum* - leśne zbiorowisko zastępcze zdegenerowane w formie apofityzacji**




**WYWOŁANIE SUKCESJI WTÓRNEJ WYMUSZONEJ ANTROPOGENICZNIE**




*TILIO-CARPINETUM*

**ZBIOROWISKO WTÓRNE UKSZTAŁTOWANE ANTROPOGENICZNIE**

* - Zmiany dokonywane w wyniku eksperymentu badawczego

**Ryc. 9.5.** Rekonstrukcja zachodzących zmian i przebiegu procesów dynamicznych w zbiorowisku zastępczym z kręgu *Tilio-Carpinetum* w Arboretum w Kopnej Górze, na terenie Puszczy Knyszyńskiej

Źródło: wyniki autora.

W kolejnych latach (2007-2012), w wyniku ekspansywnego rozwoju podokapowej warstwy drzew liściastych i liściastego podszytu, zacienienia dna lasu, ograniczonej presji antropogenicznej i silnej konkurencji ze strony gatunków grądowych, populacje gatunków borowych, porębowych i ruderalnych nie odgrywają już istotnej roli w zachodzących przemianach zbiorowiska grądowego. Gatunki te istotnie zmniejszyły swoją liczebność lub całkowicie ustąpiły z powierzchni badawczych. Zmiany te mogą świadczyć o stopniowym powrocie leśnego zbiorowiska zastępczego z kręgu *Tilio-Carpinetum* do jego naturalnej postaci. Potwierdza to również dokonana rekonstrukcja zachodzących zmian w badanym zbiorowisku (Ryc. 9.5).

## **9.5.** Dyskusja wyników

Analiza cech demograficznych badanych populacji odzwierciedla zarówno walor dynamiczny badanych zbiorowisk, jak i wskazuje na kierunek zachodzących przemian. Wzrastająca rola gatunków grądowych na poletkach z introdukowanym runem oraz fakt ich wkraczania na poletka z roślinnością zaburzoną, w postaci wielkopowierzchniowych płatów, powoduje dekompozycję florystyczną zbiorowiska zastępczego i wycofywanie się z nich komponentów nieleśnych, obcych fitocenozom grądowym. Gatunki grądowe osiągają również wysoką liczebność osobników w populacji, która w toku przemian roślinności, utrzymuje się na wysokim poziomie.

Wzrost liczebności populacji jednych gatunków z reguły ogranicza rozwój lub eliminuje występowanie osobników innych gatunków (López 2001; Bossuyt i in 2002; Olano i in. 2002; Mayer i in. 2004). Wynika z tego, iż uczestnictwo różnych gatunków w kształtowaniu struktury roślinności zależy od ich podobnej amplitudy ekologicznej, natomiast ich pozostanie i wpływ na przemiany fitocenoz jest uwarunkowane strategią życia, od której zależy ich siła konkurencyjna. Pod wpływem śmierci pojedynczych osobników lub całych ich grup, powstają wolne miejsca dla pojawu i rozwoju siewek oraz wzrostu młodych osobników. Wielkość tych luk jest jedną z ważniejszych cech, która oddziałuje na kiełkowanie nasion, wzrost i przeżywalność siewek (Schumann 2003) oraz decyduje o wielkości i składzie gatunkowym powstających płatów. Od biologii gatunków zależy dyspersja nasion, ich zdolność do utrzymywania się w banku nasion, długowieczność, zdolność do kiełkowania i przeżywalności siewek, a także ich tolerancja na zmiany mikroklimatu (Cain i in. 2000; Tyler 2001; Olano i in. 2002; Tyler i in. 2002; Higgins i in. 2003).

Zainicjowane zmiany eksperymentalne w postaci zdarcia pokrywy roślinnej na poletkach z introdukowanym runem powodują, iż eutroficzne gatunki grądowe

charakteryzują się cechami populacji w fazie kolonizacji (Mayer i in. 2004; Łaska 2004). Sukces odnawiania się tych populacji jest uzależniony od obecności wolnych miejsc, które powstają po śmierci osobników gatunków nieleśnych, które wkroczyły po zrębie. Kształtowanie się na nowo struktury pionowej i poziomej fitocenozy grądowej oraz zmiana warunków świetlnych i regresja gatunków nieleśnych, stwarza coraz więcej bezpiecznych miejsc do kiełkowania populacjom gatunków grądowych. Jest to warunek konieczny do zróżnicowanego obsiewu propagul, pojawu siewek, przeżywania i reprodukcji roślin. Właściwości te decydują o wzorcach rozmieszczenia przestrzennego gatunków, a tym samym o kształtowaniu się grądowej struktury roślinności.

## Literatura


Augustoa L., Dupoueyb J., Picardb J., Rangera J. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. Acta Oecol., 22: 87-98.

Bengtsson J., Nilsson S.G., Franc A., Menozzi P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystems function and management of European forests. For. Ecol. Manage., 132: 39-50.

Bossuyt B., Heyn M., Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: Consequences for regeneration of ancient forest vegetation. Plant Ecol., 162: 33-48.

Cain M. L., Milligan B. G., Strand A. E. 2000. Longdistance seed dispersal in plant populations. Am. Botan., 87: 1217-1227.

Carey A.B. 2003. Restoration of landscape function: reserves or active management? Forestry, 76: 221-230.

Dale V. H., Beyeler S.C., Jackson B. 2002. Understory vegetation indicators of anthropogenic disturbance in longleaf pine forests at Fort Benning, Georgia, USA. Ecol. Indic., 1: 155-170.

Falińska K. 2012. Ekologia roślin. PWN, Warszawa.

FAO, 2007. State of the World's Forests. Food and Agriculture Organization of the United Nations. http://www.fao.org/forestry/site/sofo/en/ (last accessed 27.04.2008).

Farrell E.P. 2000. Forests of the temperate region: gaps in knowledge and research needs. For. Ecol. Manage., 132: 83-96.

Główny Urząd Statystyczny 2011. Ochrona Środowiska.

Götmark F., Paltto H., Nordén B., Götmark E. 2005. Evaluating partial cutting in broadleaved temperate forest under strong experimental control: Short-term effects on herbaceous plants. For. Ecol. Manag., 214: 124-141.

Hartley M. J. 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantations forests. For. Ecol. Manage., 155: 81-95.

Higgins S. I., Nathan R., Cain M. L. 2003. Are longdistance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? Ecology, 84: 1945-1956.

Keeton W. S. 2006. Managing for late-successional/old-growth forest characteristics in northern hardwood-conifer forests. For. Ecol. Manage., 235: 129-142.

Larsson S., Danell K. 2001. Science and the management of boreal forest biodiversity. Scand. J. For. Res., 3: 5-9.

Lindenmayer D. B., Franklin J. F. 2002. Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach. Island Press, Washington, DC.

López F., Fungairiňo S., De las Heras P., Serrano J., Acosta F. 2001. Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic startegies in a perennial plant. Plant Ecol., 157: 13-21.

Łaska G. 1996. Changes in the life history of *Carex digitata* in disturbed woodland communities. II. Demography. Fragm. Flor. Geobot., 41: 447-473.

Łaska G. 1998. Ekologiczno-siedliskowe uwarunkowania przemian grądowych zbiorowisk zastępczych. I. Trofizm górnych warstw gleby i jego znaczenie dla kierunku przemian grądowych zbiorowisk zastępczych. Zesz. Nauk. Polit. Białost. Inż. Środow., 10: 5-21.

Łaska G. 2004. Colonisation strategies of species and their ability to colonise disturbed habitats. Ecol. Questions, 4: 31-45.

Łaska G. 2006. Tendencje dynamiczne zbiorowisk zastępczych w Puszczy Knyszyńskiej. Bogucki Wyd. Nauk., Białystok-Poznań.

Mayer P., Abs C., Fischer A. 2004. Colonization by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian forest – key factors and relevance for forest dynamics. For. Ecol. Manage., 188: 279-289.

Nyland R. D. 2002. Silviculture: Concepts and Applications. McGraw-Hill, New York.

Olano J. M., Caballero I., Laskurain N. A., Loidi J., Escudero A. (2002). Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. J. Veg. Sci., 13, 775-784.

Onaindiaa M., Domingueza I., Albizub I., Garbisub C., Amezagaa I. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. For. Ecol. Manage., 195: 341–354.

Peltzer D. A., Bast M. L., Wilson S. D., Gerry A.K. 2000. Plant diversity and tree responses following disturbances in boreal forest. For. Ecol. Manag., 127: 191-203.

Pykälä J. 2004. Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests. Appl. Vegetat. Sci., 7: 29-34.

Seymour R. S., Guldin J., Marshall D., Palik B. 2006. Large-scale, long-term silvicultural experiments in the United States: historical overview and contemporary examples. Allgemeine Forst-und Jagdzeitung, 177: 104-112.

Schumann M.E., White A.S., Witham J.W. 2003. The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak-pine forest. For. Ecol. Manage., 176: 543-561.

Tyler G. 2001. Relationships between climate and flowering of eight herbs in a Swedish deciduous forest. Ann. Bot., 87: 623-630.

Tyler T., Brunet J., Tyler G. 2002. Sensitivity of the woodland herb Anemone hepatica to changing environmental conditions. J. Veg. Sci., 13: 207-216.

# 10 Stan zachowania i zagrożenie populacji *Pulsatilla patens* (L.) Mill. pod wpływem zmiennych warunków środowiska przyrodniczego w Puszczy Knyszyńskiej

Grażyna **Łaska** / Aneta **Sienkiewicz**

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul. Wiejska 45A, 15-351 Białystok
e-mail: a.sienkiewicz@pb.edu.pl

## Streszczenie

Warunki środowiska przyrodniczego w głównym stopniu wpływają na wzrost i rozwój roślin, a tym samym decydują o możliwości zachowania i przetrwania zagrożonych wyginięciem gatunków. Celem pracy jest ocena wpływu zmiennych warunków siedliska (fizykochemicznych właściwości gleby), oddziaływań biocenotycznych (konkurencji międzygatunkowej) oraz naturalnych (biotycznych, abiotycznych) i antropogenicznych czynników zaburzeń na populacje sasanki otwartej *Pulsatilla patens* (L.) Mill. w Puszczy Knyszyńskiej.

W badaniach stwierdzono, że *P. patens* preferuje gleby suche, zbudowane z utworów piaszczystych, kwaśne oraz ubogie w przyswajalne formy składników pokarmowych. Ważnym czynnikiem biocenotycznym, niekorzystnie wpływającym na biologię populacji, jest silna presja ze strony gatunków konkurencyjnych runa. Określono, że im większe jest pokrycie warstwy zielnej, tym większa jest w populacji liczba osobników w fazie wegetatywnej, najwięcej jest ich przy pokryciu 70-80%. Istotnym czynnikiem limitującym występowanie osobników jest także grubość i zwartość pokrywy mszystej oraz ilość nagromadzonej ściółki. Stwierdzono, że zwarta pokrywa mszysta (70-100% pokrycia) ma niekorzystny wpływ na kondycję osobników juwenilnych.

Analiza warunków środowiska, umożliwiających kolonizację nowych miejsc przez osobniki *P. patens* w Puszczy Knyszyńskiej, wykazała konieczność występowania naturalnych i antropogenicznych czynników zaburzeń w strukturze lasu. Stwierdzono, że naturalne zaburzenia powstające w wyniku działalności zwierząt (np. buchtowanie ściółki przez dziki) i wiatru (wiatrołomy), zwiększają dostępność miejsc dogodnych do wzrostu i rozwoju populacji.

**Słowa kluczowe:** fizykochemiczne właściwości gleby, oddziaływania biocenotyczne, czynniki zaburzeń, status ochronny

## **10.1.** Wstęp

*P. patens* jest gatunkiem zagrożonym w skali Europy, notowanym w Załączniku II Dyrektywy Siedliskowej (92/43/EWG) oraz w Załączniku I Konwencji Berneńskiej. W Polsce podlega ścisłej ochronie gatunkowej od 1958 roku i wymaga ochrony czynnej (Dz.U. 2004, nr 168, poz. 1764). Gatunek ten wymaga także ochrony w formie wyznaczania obszarów Natura 2000 (Dz.U. 2005, nr 94, poz. 795).

Przyczyna zagrożenia *P. patens* w Europie, w Niemczech i Finlandii tkwi głównie w niszczeniu i zanikaniu naturalnych siedlisk, zaprzestaniu wypasu i wypalania w lasach oraz eutrofizacji siedlisk (Uotila 1996; Kalamees i in. 2005; Kalliovirta i in. 2006; Röder, Kiehl 2006). Zmniejszenie liczebności populacji sasanki otwartej w Estonii jest efektem fragmentacji siedlisk leśnych i niewłaściwie prowadzonej gospodarki leśnej (Pilt, Kukk 2002). Wśród przyczyn zagrożenia tego taksonu w Polsce wskazuje się stałe zmniejszanie powierzchni leśnej i nasilenie się różnych form presji antropogenicznej poprzez rolnicze, przemysłowe lub urbanistyczne wykorzystanie obszarów jej naturalnego występowania (Żukowski, Jackowiak 1995; Parusel 1996; Nowak 1997; Tokarska-Guzik, Chmura 1998; Wójtowicz 2000; 2004; Nowak, Spałek 2002; Kącki 2003; Mirek, Piękoś-Mirkowa 2008).

W niniejszej pracy dokonano oceny wpływu zmiennych warunków siedliska (fizykochemicznych właściwości gleby), oddziaływań biocenotycznych (konkurencji międzygatunkowej) oraz naturalnych (biotycznych, abiotycznych) i antropogenicznych czynników zaburzeń na populacje sasanki otwartej *Pulsatilla patens* (L.) Mill. w Puszczy Knyszyńskiej. Powszechnie uznaje się, że zarówno czynniki naturalne, jak i antropogeniczne determinują występowanie określonych gatunków roślin, a poznanie potencjalnych zagrożeń wynikających z oddziaływania czynników zaburzeń, może stać się warunkiem koniecznym do określenia dalszej egzystencji tego taksonu na badanym terenie.

*P. patens*, według wskaźnikowych liczb ekologicznych Zarzyckiego i in. (2002), jest gatunkiem subkontynentalnym i występuje głównie we wschodniej części Polski (K4). Preferuje ona umiarkowanie ciepłe warunki klimatyczne (T4), rosnąc na stanowiskach umiarkowanie lub w pełni oświetlonych (L4-5). Występuje na glebach mineralnych zbudowanych z piasku lub gliny piaszczystej i utworów pylastych (D3-4), na siedliskach suchych (W2) i mało zasobnych (oligotroficznych) (Tr2), od kwaśnych do zasadowych (R3-5), mineralno-próchniczych (H2). W ostatnich dziesięcioleciach obserwuje się spadek liczby stanowisk sasanki otwartej lub wyraźny ubytek osobników na stanowiskach (E-1), co spowodowane jest stałym zmniejszaniem powierzchni leśnej i nasilaniem się różnych form presji antropogenicznej.

## **10.2.** Teren badań

Badania wpływu zmiennych warunków środowiska przyrodniczego na stan zachowania i zagrożenie populacji *P. patens* prowadzono w północno-wschodniej Polsce, na terenie 6. Nadleśnictw (Supraśl, Dojlidy, Knyszyn, Żednia, Waliły i Krynki) w Puszczy Knyszyńskiej, należącej do sieci obszarów Natura 2000 (Specjalny Obszar Ochrony Siedlisk „Ostoja Knyszyńska" PLH200006, Obszar Specjalnej Ochrony Ptaków „Puszcza Knyszyńska" PLB200003) (Łaska 2009). W zasięgu jej występowania wyróżnia się rozległy kompleks leśny o powierzchni 1267,02 $km^2$ (126702 ha), z którego 744,47 $km^2$ zajmuje Park Krajobrazowy Puszczy Knyszyńskiej, a pozostałą część, 522,55 $km^2$ stanowi strefa ochronna Parku (GUS 2012).

## **10.3.** Materiały i metody badań

Badania terenowe prowadzono w latach 2011-2012, łącznie na 33. stanowiskach w Puszczy Knyszyńskiej (Łaska, dane niepubl. oraz dane z bazy RDLP w Białymstoku). Stanowiska, na których występowała *P. patens* podzielono na kwadraty podstawowe o wielkości 1 $m^2$, skartowano na nich wszystkie osobniki oraz oceniono stan zachowania każdej populacji. Na podstawie cech morfologiczno-rozwojowych, rozpoznawano i odnotowano liczebność osobników w poszczególnych fazach rozwojowych, juwenilnej, wegetatywnej i generatywnej. Określono również wysokość osobników, średnicę rozet i liczbę pędów. Na każdym stanowisku badawczym zidentyfikowano typ zbiorowiska roślinnego (zdjęcia fitosocjologiczne), typ siedliskowy lasu i stwierdzono pokrycie gatunków konkurencyjnych runa. Określono też ekspozycję zbocza oraz dokonano lokalizacji punktu badawczego z wykorzystaniem techniki GPS.

Na każdej powierzchni badawczej, z poziomu mineralno-organicznego (do głębokości 10 cm) pobrano jedną reprezentatywną próbę glebową. Analizy laboratoryjne gleby obejmowały odczyn gleby w $H_2O$ i w KCl, przewodność elektryczną metodą potencjometryczną, skład granulometryczny metodą areometryczną w modyfikacji Prószyńskiego, kwasowość hydrolityczną metodą Kappena, kwasowość wymienną metodą Sokołowa, zawartość kationów wymiennych ($Ca^{2+}$, $Mg^{2+}$, $K^+$, $Na^+$) metodą ASA, zawartość węgla organicznego metodą Tiurina, zawartość N ogólnego i P (ogólnego i przyswajalnego) metodą spektrofotometryczną oraz zawartość przyswajalnych form ($Ca^{2+}$, $Mg^{2+}$, $K^+$, $Na^+$) metodą ASA (Drzymała i in. 1985; Ostrowska i in. 1991; Ostrowska i in. 2001). Na podstawie analiz glebowo-

-chemicznych, określono całkowitą pojemność sorpcyjną, stopień wysycenia kompleksu zasadami oraz stosunek C:N jako miarę natężenia procesów przemian substancji organicznej gleby. Analizy statystyczne wykonano w programie Statistica 10.

## **10.4.** Wyniki

W badaniach stwierdzono, że *P. patens* preferuje siedliska subborealnego boru mieszanego *Serratulo-Pinetum typicum* (W. Mat. 1981) J. Mat. 1988 (*Vaccinio myrtilii-Pinetum* (Kobendza 1930) em. Sokołowski 1977). Zasiedla ona gleby suche, zbudowane w przeważającej części z utworów piaszczystych ze znacznym udziałem części szkieletowych. Wartości pH w KCl dla badanych gleb kształtują się w przedziale 3,4-5,5, a pH w $H_2O$ w przedziale 3,7-6,3. Jest to zakres zmienności odczynu podłoża, który odpowiada wartościom pH podawanym przez Zarzyckiego i in. (2002). Osobniki sasanki otwartej występują na glebach ubogich w przyswajalne formy $Ca^{2+}$ (0,1-66,7 mg/100 g gleby), $Mg^{2+}$ (0,2-16,1 mg/100 g gleby), $K^+$ (1,1-8 mg/100 g gleby), $Na^+$ (0,5-1,6 mg/100 g gleby) oraz $P_2O_5$ (0,8-4,8 mg/100 g gleby przy zawartości P ogólnego 0,05-0,22%). Analizowane gleby leśne cechuje kwasowość hydrolityczna z zakresu 3,8-18,3 cmol(+)/kg i kwasowość wymienna ze znaczną zawartością jonów $Al^{3+}$ w granicach 0,1-2 cmol(+)/kg, przy stopniu wysycenia kompleksu sorpcyjnego zasadami od 1,8 do 43,5%. Stosunek C:N w analizowanych glebach mieści się w granicach 3,5-28,2.

Wyniki badań wykazały, że najwięcej osobników generatywnych *P. patens* występuje w miejscach o odczynie podłoża 4,49 (pH w KCl) i 5,24 (pH w $H_2O$) oraz o zawartości 0,5 mg w 100 g gleby wapnia ($Ca^{2+}$), 0,9 mg w 100 g gleby magnezu ($Mg^{2+}$), 2,0 mg w 100 g gleby potasu ($K^+$), 0,8 mg w 100 g gleby sodu ($Na^+$) i 1,53 mg w 100 g gleby fosforu ($P_2O_5$ przy zawartości P ogólnego 0,14%). Są to siedliska o małej zawartości związków biofilnych w podłożu.

W badanych populacjach *P. patens*, jednym z czynników biotycznych, wpływającym niekorzystnie na wzrost i rozwój osobników, jest występowanie krzewinkowo-mszystego runa leśnego, ze znacznym udziałem roślinności trawiastej. Silna presja ze strony gatunków konkurencyjnych runa, zwłaszcza krzewinek (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idae)* i mchów (*Pleurozium schreberi*), które towarzyszą sasance otwartej z 63-94% frekwencją, może powodować ograniczenie zdolności do naturalnego odnawiania się populacji (Tab. 10.1).

**Tabela 10.1.** Gatunki towarzyszące *Pulsatilla patens* (L.) Mill. w warstwie zielnej *Serratulo-Pinetum typicum* i *Serratulo-Pinetum*

| Zbiorowisko | Numer stanowiska | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | Frekwencja (%) |
| *Serratulo-Pinetum typicum* wariant zubożały (W. Mat. 1981)* | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + | | |
| *Serratulo-Pinetum* (W. Mat. 1981)** | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | + | |
| *Vaccinium vitis-idaea* | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 94 |
| *Vaccinium myrtillus* | + | | | + | | | + | | + | | + | + | + | + | + | + | 63 |
| *Calluna vulgaris* | | + | | | + | | + | + | + | | + | + | | | | + | 50 |
| *Pleurozium schreberi* | + | + | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 94 |
| *Calamagrostis arundinacea* | + | | | | | | + | | + | | + | + | + | + | + | | 50 |
| *Festuca ovina* | + | | | | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | 50 |
| *Agrostis capillaris* | | + | + | + | + | + | | | | | | | + | + | | | 44 |

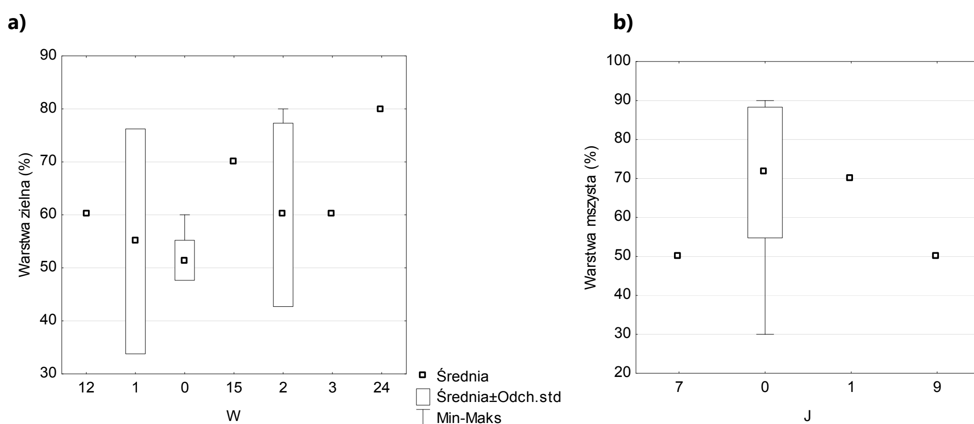
* Carici digitatae-Piceetum (Czerwiński 1978), ** Serratulo-Piceetum (Sokołowski 1968)

Źródło: badania własne.

Zaobserwowano, że konkurencja ze strony bardziej ekspansywnych gatunków (np. traw *Festuca ovina*, *Calamagrostis arundinacea*, *Agrostis capillaris*) może prowadzić do utraty stanowisk tego gatunku w kompleksie puszczańskim (Tab. 10.1).

W badaniach stwierdzono także, że im większe jest pokrycie warstwy zielnej, tym większa jest w populacji liczba osobników w fazie wegetatywnej. Obserwacje wskazują, że osobniki rosnące na stanowiskach o zwartej pokrywie runa, słabiej kwitną i owocują. W badanych populacjach najwięcej osobników wegetatywnych występuje przy pokryciu warstwy zielnej 70-80% (Ryc. 10.1a).

Istotnym czynnikiem limitującym występowanie osobników *P. patens* jest także grubość i zwartość pokrywy mszystej oraz ilość nagromadzonej ściółki. Gęsta i gruba pokrywa mszysta (70-100% pokrycia) ma niekorzystny wpływ na kondycję osobników juwenilnych, których obecność niezbędna jest dla skutecznej regeneracji populacji. W badanych populacjach najwięcej osobników juwenilnych występuje przy pokryciu warstwy mszystej do 50% (Ryc. 10.1b). Zaobserwowano również, że uformowanie się zwartej pokrywy mszystej wpływa negatywnie na dynamikę kwitnienia osobników, ograniczając liczbę kwitnących osobników w populacji, jak również liczbę kwiatów na pojedynczym osobniku.

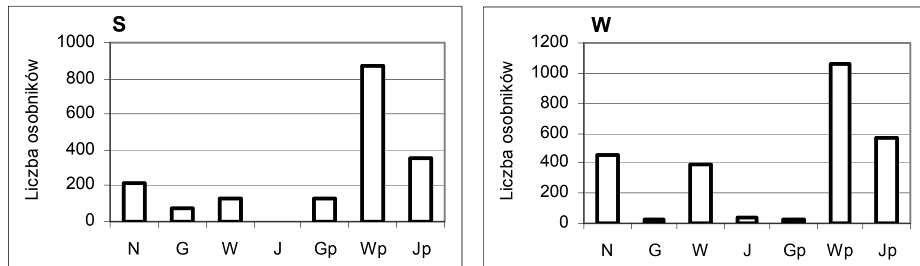



**Ryc. 10.1.** Zależność pomiędzy liczbą osobników a) wegetatywnych a stopniem pokrycia warstwy zielnej, b) juwenilnych a stopniem pokrycia warstwy mszystej

Źródło: badania własne.

Czynnikami zaburzeń, które stymulują rozwój populacji, są różne oddziaływania naturalne i antropogeniczne, prowadzące do zniszczenia przypowierzchniowej warstwy gleby. One to w głównej mierze decydują o lokalizacji stanowisk

*P. patens* przy liniowych i antropogenicznych elementach krajobrazu w postaci głównych dróg utwardzonych (5 stanowisk), dróg dojazdowych leśnych (15 stanowisk) i linii oddziałowych (13 stanowisk). Najwięcej stanowisk *P. patens* zlokalizowanych jest w miejscach otwartych i prześwietlonych, głównie na słonecznych zboczach, co związane jest z dostępnością światła słonecznego. Znacznie mniejsza liczba stanowisk występuje pod zwartym okapem drzewostanu, gdzie panują mniej korzystne warunki dla wzrostu i rozwoju populacji, ze względu na znaczne zacienienie. Analiza warunków świetlnych wykazała, że w największym stopniu przez sasankę otwartą preferowane są lokalizacje stanowisk o wystawie południowej – 7 stanowisk, południowo-wschodniej – 13 stanowisk i południowo-zachodniej – 6 stanowisk. Inne miejsca występowania tego taksonu charakteryzują się ekspozycją zbocza północno-wschodnią – 5 stanowisk oraz zachodnią – 2 stanowiska. Na zboczach o ekspozycji południowej, określono 3-krotnie większą liczbę osobników generatywnych i 5-krotnie większą liczbę pędów generatywnych w stosunku do liczby osobników stwierdzonych na zboczach o wystawie zachodniej. Na zboczach o ekspozycji zachodniej, wyraźnie dominują osobniki wegetatywne, których udział w ogólnej liczbie osobników wynosi 85% (Ryc. 10.2).




**Ryc. 10.2.** Zróżnicowanie całkowitej liczby osobników (N), liczby osobników generatywnych (G), wegetatywnych (W), juwenilnych (J) oraz liczby pędów generatywnych (Gp), wegetatywnych (Wp), juwenilnych (Jp) na stanowiskach o wystawie południowej (S) i zachodniej (W)

Źródło: badania własne.

Stwierdzono także, że występują istotne statystycznie różnice w liczebności pędów generatywnych, w zależności od wysokości osobników (p = 0,59) oraz w liczebności pędów wegetatywnych, w zależności od pokroju osobników (p = 0,94), przy założonym poziomie istotności α = 0,05. U najwyższych osobników o wysokości 30 cm odnotowano nawet do 10. pędów kwiatowych, przy średniej wynoszącej 1. Jest to szczególnie ważne w przypadku fazy generatywnej, decydującej o potencjale

reprodukcyjnym i dalszych losach populacji, której przebieg jest uzależniony od korzystnych warunków nasłonecznienia.

## **10.5.** Dyskusja

Warunki środowiska przyrodniczego wpływają bezpośrednio na stan zachowania populacji i potencjał regeneracji *P. patens*. W populacjach fińskich, najliczniej występujące osobniki juwenilne sasanki otwartej obserwowano w miejscach o średnim pokryciu i grubości warstwy mszystej (Kalliovirta i in. 2006). Oznacza to, że gęsta warstwa mszysta uniemożliwia kiełkowanie siewek, a całkowity brak pokrywy mchów może prowadzić do zachwiania warunków wilgotnościowych oraz wystawiać młode osobniki na nagłe zmiany temperatury. Stwierdzono także, że znaczne przykrycie warstwy gleby z dodatkowo zalegającym na niej poziomem próchnicznym, negatywnie wpływa na zakwitanie *P. patens*. Badania prowadzone w Niemczech (Röder, Kiehl 2006) wykazały negatywną korelację pomiędzy liczbą osobników ze wszystkich grup wiekowych a stopniem pokrycia roślin naczyniowych i ścioły leśnej w przypadku płatów o długiej historii, natomiast w zbiorowiskach we wczesnej fazie sukcesji wykazano pozytywny wpływ stopnia pokrycia warstwy runa na zachowanie osobników sasanki otwartej.

Analiza warunków środowiska, umożliwiających kolonizację nowych miejsc przez osobniki *P. patens* w Puszczy Knyszyńskiej, wskazuje na konieczność występowania naturalnych i antropogenicznych czynników zaburzeń w strukturze lasu. W badaniach obserwowano, że naturalne zaburzenia powstają w wyniku działalności zwierząt (np. buchtowanie ściółki przez dziki) i wiatru (wiatrołomy), co zwiększa dostępność miejsc dogodnych do wzrostu i rozwoju populacji. Konieczność występowania antropogenicznych zaburzeń potwierdza fakt, że osobniki w kompleksie puszczańskim występują najczęściej w pobliżu uczęszczanych dróg asfaltowych i leśnych, linii oddziałowych oraz miejsc wydeptywanych przez człowieka w wyniku prac leśnych (Łaska, Sienkiewicz 2010).

Badania w Finlandii, Estonii i Ameryce Północnej wykazały, że czynnikiem sprzyjającym kiełkowaniu i rekrutacji siewek *P. patens* są naturalne i antropogeniczne pożary (Wildeman, Steeves 1982; Uotila 1996, 2007; Pilt, Kukk 2002; Kalamees i in. 2005; Ruokolainen, Salo 2006). Najobfitsze populacje sasanki otwartej w Puszczy Augustowskiej rozwijają się w sąsiedztwie linii kolejowej, gdzie pasy roślinności przy torach oraz runo w brzeżnej części lasu ulegają pożarom (Pawlikowski, dane niepubl., Monitoring GIOŚ 2010-2011). Podobnie, pożary na poligo-

nach wojskowych w Orzyszu sprzyjają rozwojowi *P. patens* (Juśkiewicz-Swaczyna 2010).

Analiza wpływu zmiennych warunków siedliska na populacje *P. patens* pozwoliła na dokonanie oceny stanu zachowania i ogólnej kondycji osobników. Za Falińską (2004) przyjęto, że liczebność i rozmieszczenie osobników jest zdeterminowane przez możliwość ich wzrostu i rozwoju, a także przez wiele innych czynników środowiskowych, jak również przez interakcje między osobnikami własnego i innych gatunków. Stwierdzono, że osiąganie kolejnych faz rozwojowych przez osobniki w populacji związane jest ściśle z panującymi warunkami środowiska przyrodniczego. Przewagę dorosłych osobników niekwitnących w kompleksie puszczańskim można interpretować pozytywnie, jako wysoki udział osobników przed kwitnieniem. Ale może to również wskazywać na zredukowane tempo reprodukcji dojrzałych osobników o podobnej morfologii, z powodu niekorzystnych warunków środowiska. Ponadto czynniki genetyczne mogą również wywierać wpływ na produkcję nasion. Mała wielkość populacji prowadzi do „genetycznej erozji", co może znaleźć odzwierciedlenie w zakwitaniu, produkcji nasion czy też w przetrwaniu osobników (Menges, Dolan 1998; Dudach, Fenster 2000; Oostermeijer i in. 2003).

Podobnie, analiza miejsc występowania *P. patens* wykazuje ścisły związek wielkości i zagęszczenia osobników z warunkami siedliskowymi. Stwierdzono, że przy mniejszym zagęszczeniu i dodatkowo przy korzystnych warunkach siedliskowych, osobniki są dobrze rozwinięte i uzyskują większe średnie wysokości. Z kolei większe zagęszczenie osobników w skupiskach i większy areał skupisk występuje w miejscach prześwietlonych i słabo ocienionych, odpowiadających pod względem wymagań siedliskowych, co zapewnia populacji większe możliwości rozwoju i sprzyja dalszej ekspansji gatunku. Pogląd ten potwierdza Symonides (1974), która uważa, że skupianie się osobników, przy niesprzyjających warunkach, powoduje niższą ich śmiertelność niż osobników izolowanych. Izolacja populacji może doprowadzić do redukcji liczebności i pogorszenia się kondycji osobników populacji, co prowadzi do niekorzystnych zmian w wielkości tej populacji (Lienert 2004; Hensen i in. 2005). Najbardziej zagrożone są małe populacje o wysokich wymaganiach, co do specyficzności środowiska (Fischer, Stöecklin 1997; Maurer i in. 2003; Kadereit, Kadereit 2005).

W analizie oddziaływania warunków środowiska przyrodniczego na stan zachowania i zagrożenie populacji *P. patens* należy uwzględnić także wpływ czynników klimatycznych, takich jak, pokrywa śnieżna, temperatura zimowa czy nasłonecznienie wiosną, co ma zasadniczy wpływ na intensywność kwitnienia i owocowania, kondycję populacji oraz fluktuacje jej liczebności. Łagodne zimy ze śródzi-

mowymi okresami ocieplenia oddziałują niekorzystnie, natomiast w latach o większym udziale klimatu kontynentalnego, może dojść do poprawy kondycji i wzrostu liczebności populacji (Uotila 1996; Wójtowicz 2004). Poznanie warunków środowiska przyrodniczego wpływających korzystnie na przebieg procesu reprodukcji tego taksonu w przyrodzie umożliwia ocenę ryzyka jego wyginięcia i opracowanie kierunków ochrony gatunku w kompleksie puszczańskim.

## Literatura


Drzymała S., Maszner P., Michałek K., Mocek A. 1985. Analiza i klasyfikacja gleb. Wyd. AR, Poznań.

Dudash M. R., Fenster C. B. 2000. Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations. [W:] Young A. G., Clarke G. M. (red.), Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations. Cambridge University Press, Cambridge, 35-53.

Falińska K. 2004. Ekologia roślin. Wydaw. Naukowe PWN, Warszawa.

Fischer M., Stöecklin J. 1997. Local extinction of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. Conserv. Biol., 11: 727-737.

Główny Urząd Statystyczny. 2012. Ochrona Środowiska. Zakład Wydawnictw Statystycznych, Warszawa.

Hensen I., Oberprieler C., Wesche K. 2005. Genetic structure, population size and seed production of *Pulsatilla vulgaris* Mill. (*Ranunculaceae*) in Central Germany. Flora, 200: 3-14.

Juśkiewicz-Swaczyna B. 2010. Population structure of *Pulsatilla patens* in relation to the habitat quality. Tuexenia, 30: 457–466.

Kadereit G., Kadereit J. W. 2005. Phylogenetic relationships, evolutionary origin, taxonomic status, and genetic structure of the endangered local Lower Elbe river (Germany) endemic *Oenanthe conioides* (Nolte ex Rchb. f. Lange (*Apiaceae*): ITS and AFLP evidence. Flora, 200: 15-29.

Kalamees R., Püssa K., Vanha-Majamaa I., Zobel K. 2005. The effects of fire and stand age on seedling establishment of *Pulsatilla patens* in a pine dominated boreal forest. Can. J. Bot., 83: 688-693.

Kalliovirta M., Ryttäri T., Heikkinen R. K. 2006. Population structure of a threatened plant, *Pulsatilla patens*, in boreal forests: modelling relationships to overgrowth and site closure. Biodiv. Cons., 15: 3095-3108.

Kącki Z. (red.) 2003. Zagrożone gatunki flory naczyniowej Dolnego Śląska. Instytut Biologii Uniwersytetu Wrocławskiego, Tow. Przyjaciół Przyrody „Pro Natura", Wrocław.

Lienert J. 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. J. Nat. Conserv., 12: 53-72.

Łaska G. 2009. Europejska sieć ekologiczna Natura 2000 a ocena oddziaływania na środowisko przyrodnicze. [W:] Łaska G. (red.), Ochrona środowiska. Perspektywy i strategie rozwoju gospodarczego Puszczy Knyszyńskiej oraz ochrona przyrody na Litwie. Stowarzyszenie Uroczysko, Białystok, 51-68.

Łaska G., Sienkiewicz A. 2010. Eastern pasqueflower *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in the Knyszyńska Forest. Acta Soc. Bot. Pol., 79:46.

Maurer K., Durka W., Stöcklin J. 2003. Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics. Basic Appl. Ecol., 4: 307-316.

Menges E. S., Dolan R. W. 1998. Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. J. Ecol., 86: 63-78.

Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H. (red.) 2008. Czerwona Księga Karpat Polskich. Instytut Botaniki im W. Szafera PAN, Kraków.

Nowak A. 1997. Nowe stanowisko sasanki otwartej *Pulsatilla patens* (L.) Mill. w okolicach Bolesławia we wschodniej części Garbu Tarnogórskiego. Acta Biol. Siles., 30(47): 161-164.

Nowak A., Spałek K. 2002. Czerwona Księga Roślin Województwa Opolskiego. Rośliny naczyniowe wymarłe, zagrożone i rzadkie. Polskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk, Opole.

Oostermeijer J.G.B., Luijten S.H., Den Nijs J.C.M. 2003. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. Biol. Conserv., 113: 389-398.

Ostrowska A., Gawliński S., Szczubiałka Z. 1991. Metody analizy i oceny właściwości gleb i roślin. Instytut Ochrony Środowiska, Warszawa.

Ostrowska A., Porębska G., Borzyszkowski J., Król H., Gawliński S. 2001. Właściwości gleb leśnych i metody ich oznaczania. Instytut Ochrony Środowiska, Warszawa.

Parusel J. B. (red.) 1996. Czerwona lista roślin naczyniowych Górnego Śląska. Centrum Dziedzictwa Przyrodniczego Górnego Śląska. Raporty, 1: 8-42.

Pilt I., Kukk Ü. 2002. *Pulsatilla patens* and *Pulsatilla pratensis* (*Ranunculaceae*) in Estonia: distribution and ecology. Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol., 51: 242-256.

Röder D., Kiehl K. 2006. Population structure and population dynamic of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in relation to vegetation characteristics. Flora, 201: 499-507.

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 16 maja 2005 roku w sprawie typów siedlisk przyrodniczych oraz gatunków roślin i zwierząt, wymagających ochrony w formie wyznaczania obszarów Natura 2000 (Dz. U. 2005, Nr 94, poz. 795).

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 lipca 2004 roku w sprawie gatunków dziko występujących roślin objętych ochroną (Dz. U. 2004, Nr 168, poz. 1764).

Ruokolainen L., Salo K. 2006. The succession of boreal forest vegetation during ten years after slash-burning in Koli National Park, eastern Finland. Ann. Bot. Fenn, 43: 363-378.

Symonides E. 1974. Populations of *Spergula vernalls* Willd. On dunes in the Toruń basin. Ekol. Pol., 22(2): 379-416.

Tokarska-Guzik B., Chmura D. 1998. Stanowisko sasanki otwartej na „Górze Sodowej" w Jaworznie. Przyroda Górnego Śląska, 14.

Uotila P. 1996. Decline of *Anemone patens* (*Ranunculaceae*) in Finland. Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Upsal., 31: 205-210.

Uotila P. 2007. Will the Eastern Pasque Flower (*Pulsatilla patens)* disappear from the Finnish flora? Acad. Sc. Fenn. Yearbook, 73-80.

Wildeman A.G., Steeves T.A. 1982. The morphology and growth cycle of *Anemone patens*. Can. J. Bot., 60: 1126-1137.

Wójtowicz W. 2000. Biologia, wymagania siedliskowe i możliwości uprawy zachowawczej *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Biul. Ogr. Bot., 9: 45-54.

Wójtowicz W. 2004. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Sasanka otwarta. [W:] Werblan-Jakubiec H., Sudnik-Wójcikowska B. (red.), Poradnik ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000, 9: 168-171.

Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W., Szeląg Z., Wołek J., Korzeniak U. 2002. Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski. Instytut Botaniki im W. Szafera PAN, Kraków.

Żukowski W., Jackowiak B. 1995. Ginące i zagrożone rośliny naczyniowe Pomorza Zachodniego i Wielkopolski. Prace Zakładu Taksonomii Roślin UAM nr 3.

# 11 Monitoring zagrożonych gatunków roślin na torfowisku Rynki w Narwiańskim Parku Narodowym

Aleksander **Kołos** / Beata **Matowicka**

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul. Wiejska 45A, 15–351 Białystok
e-mail: a.kolos@pb.edu.pl, b.matowicka@pb.edu.pl

## Streszczenie

Od 2010 roku, na torfowisku Rynki położonym w Narwiańskim Parku Narodowym, prowadzony jest monitoring cennych elementów rodzimej flory – gatunków rzadkich i zagrożonych w regionie i w Polsce. Obserwacjami objęto pięć gatunków roślin naczyniowych: goryczkę wąskolistną *Gentiana pneumonanthe* L., goździka pysznego *Dianthus superbus* L., kosaćca syberyjskiego *Iris sibirica* L., kukułkę krwistą żółtawą *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó subsp. *ochroleuca* (Boll) Hunt. et Summ. i mieczyka dachówkowatego *Gladiolus imbricatus* L. Lokalne populacje liczą od kilkunastu (*Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca*) do kilkuset osobników (*Gladiolus imbricatus*, *Iris sibirica*) i reprezentują nieliczne stanowiska tych gatunków w Parku.

W latach 2010-2013 zmniejszyła się liczebność populacji czterech gatunków, a u kosaćca syberyjskiego zaobserwowano wyraźny spadek liczby pędów generatywnych. U kukułki krwistej żółtawej, oprócz spadku liczebności, odnotowano pogorszenie kondycji osobników (najmniejszą średnią wysokość pędów i najmniejszą średnią długość kwiatostanów). Niekorzystnym zmianom liczebności populacji i kondycji osobników towarzyszył niewielki wzrost ogólnej liczby gatunków występujących na powierzchniach monitoringowych.

Po trzech latach obserwacji nie można określić trendu zmian liczebności populacji, gdyż zaobserwowane różnice mogą mieć charakter fluktuacji wywołanych warunkami pogodowymi lub procesami biocenotycznymi (konkurencją gatunków, sukcesją, presją zwierząt), mającymi istotny wpływ na demografię roślin. Nie można także w sposób jednoznaczny powiązać zaobserwowanych zmian cech populacji z zabiegami ochronnymi, wykonanymi wokół stanowisk niektórych gatunków (koszeniem i wycinaniem krzewów).

**Słowa kluczowe**: struktura populacji, gatunki rzadkie, ochrona czynna, Dolina Górnej Narwi

## 11.1. Wstęp

Narwiański Park Narodowy cechuje się bogatą i różnorodną florą roślin naczyniowych. Spośród ponad 660 gatunków, 6% reprezentuje cenne elementy rodzimej flory (gatunki chronione, rzadkie lub narażone na wyginięcie w skali kraju i regionu). Cytowane dane są wynikiem gruntownych badań nad florą Parku, przeprowadzonych w latach 2000-2001 (Wołkowycki i in. 2003; Dziejma, Wołkowycki 2004). W ostatniej dekadzie pojawiło się kilka kolejnych prac opisujących wybrane aspekty szaty roślinnej Parku i Doliny Górnej Narwi. Podejmowane w artykułach tematy dotyczyły dwóch zagadnień: różnorodności florystycznej wyniesień mineralnych (grądzików), które reprezentują jedną z bogatszych flor w obrębie Narwiańskiego Parku Narodowego (Wołkowycki 2006a; b) oraz doniesień na temat nowych stanowisk gatunków rzadkich i chronionych (Matowicka, Kołos 2010). Zagrożone i rzadkie gatunki roślin, w większości przypadków rosnące na wyniesieniach mineralnych, stały się przedmiotem badań prezentowanych w niniejszej pracy. Obserwacjami objęto najcenniejszy pod względem florystycznym odcinek bagiennej doliny Narwi – uroczysko Rynki, położone w południowej części Parku.

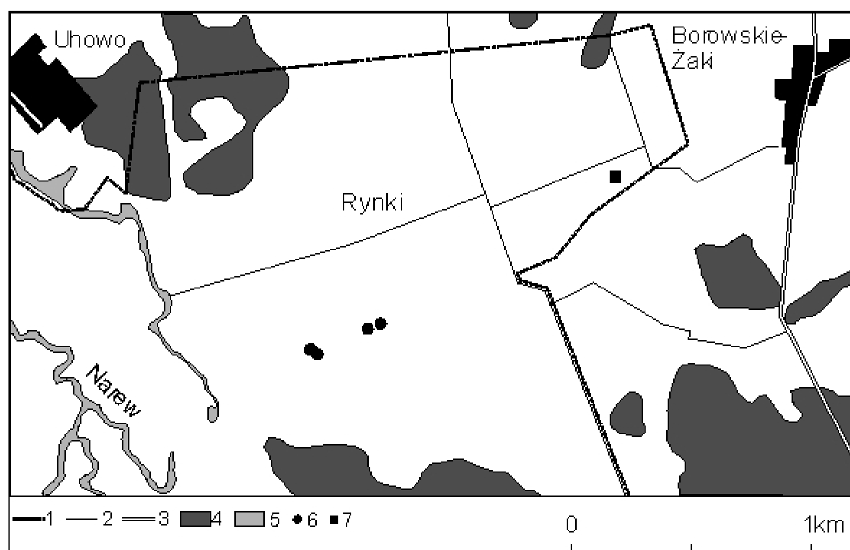
Głównym celem badań prowadzonych od 2010 roku jest ocena stanu populacji rzadkich i zagrożonych elementów flory Narwiańskiego Parku Narodowego oraz wskazanie zaleceń ochronnych dla tych gatunków i ich biotopów.

## 11.2. Teren badań

Badania nad populacjami rzadkich gatunków roślin prowadzono na torfowisku Rynki w Narwiańskim Parku Narodowym w Dolinie Górnej Narwi (Ryc. 11.1). Torfowisko o powierzchni 351 ha zajmuje rozległą zatokę wypełnioną głębokimi torfami (do 200 cm) podścielonymi gytią. W centralnej części torfowiska występuje ciąg pagórków wydmowych, tzw. grądzików, tworzących charakterystyczne grzędy. W całej niecce dominują gleby torfowo-bagienne, zajęte przez szuwary właściwe i wielkoturzycowe z klasy *Phragmitetea* R.Tx. et Prsg 1942 oraz zarośla wierzbowe i olsy. Jedynie na wydmach występują łąki wilgotne z dominacją trzęślicy modrej. Roślinność uroczyska Rynki jest słabo zróżnicowana ze względu na stosunkowo jednorodne warunki siedliskowe (wodne i glebowe) tam panujące (Kołos i in. 1996).

Prawdziwą rzadkością wśród badanych roślin jest kukułka krwista żółtawa, która w Polsce posiada południową granicę zasięgu. Liczebność tego storczyka w ostatnich latach drastycznie spadła, co według Bernackiego (2001) może zapo-

wiadać początek wymierania populacji tego podgatunku w Polsce wschodniej. W Narwiańskim Parku Narodowym kukułka krwista żółtawa występuje jedynie w północno-wschodniej części uroczyska Rynki, w szuwarach turzycowych ze związku *Magnocaricion* Koch 1926, głównie w *Caricetum appropinquatae* (Koch 1926) Soó 1938. Pozostałe monitorowane gatunki można spotkać w Parku znacznie częściej; występują one wśród zmiennowilgotnych łąk ze związku *Molinion caeruleae* W.Koch 1926, tworzących wąskie pasy u podnóży wyniesień mineralnych (grądzików) (Wołkowycki i in. 2003; Dziejma, Wołkowycki 2004; Matowicka, Kołos 2010). W uroczysku Rynki łąki trzęślicowe ze stanowiskami rzadkich gatunków roślin objętych monitoringiem porastają ciąg połączonych ze sobą wydm położonych w środkowej części rozległego torfowiska. Brzeżne partie wyniesień porastają pojedyncze skupiska wierzb *Salix rosmarinifolia* L. i *Salix cinerea* L. Miejscami, z łąkami od strony szuwarów, sąsiadują łozowiska i inicjalne postaci olsów.




**Ryc. 11.1.** Lokalizacja monitorowanych gatunków roślin na uroczysku Rynki w Narwiańskim Parku Narodowym

Objaśnienia: 1 – granica Parku, 2 – rowy melioracyjne, 3 – drogi, 4 – lasy, 5 – wody, 6 – stanowiska gatunków: *Dianthus superbus*, *Gentiana pneumonanthe*, *Gladiolus imbricatus*, *Iris sibirica*, 7 – stanowisko *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca*.

Źródło: opracowanie własne na podkładzie mapy topograficznej 1:50000, arkusz Łapy.

## **11.3.** Metodyka

Obserwacjami objęto pięć gatunków roślin naczyniowych, które reprezentują w większości przypadków rzadkie elementy rodzimej flory (Tab. 11.1). Wśród nich odnotowano jeden gatunek zagrożony wyginięciem i trzy gatunki narażone. Obserwacje prowadzono na pięciu stałych powierzchniach badawczych (o wymiarach 25 $m^2$ każda), opisanych współrzędnymi geograficznymi za pomocą urządzenia GPS. Na każdym stanowisku obserwowano wybrane cechy populacji: liczebność i zagęszczenie osobników/kęp, liczbę osobników/pędów wegetatywnych i generatywnych, długość kwiatostanów (jedynie u *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca*). W celu scharakteryzowania fitocenoz, w których występowały gatunki, na powierzchniach monitoringowych wykonywano, powtarzane corocznie, zdjęcia fitosocjologiczne.

**Tabela 11.1.** Chronione i zagrożone gatunki roślin objęte monitoringiem w Narwiańskim Parku Narodowym

| Lp. | Nazwa łacińska | Nazwa polska | Ochrona | Czerwona lista gatunków* | Polska czerwona księga roślin** |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó subsp. *ochroleuca* (Boll) Hunt. et Summ. | Kukułka krwista żółtawa | Ś | – | EN |
| 2. | *Dianthus superbus* L. | Goździk pyszny | Ś | V | – |
| 3. | *Gentiana pneumonanthe* L. | Goryczka wąskolistna | Ś | V | – |
| 4. | *Gladiolus imbricatus* L. | Mieczyk dachówkowaty | Ś | – | – |
| 5. | *Iris sibirica* L. | Kosaciec syberyjski | Ś | V | – |

Objaśnienia: Ochrona: Ś – ścisła. Kategorie zagrożenia gatunków: EN – zagrożony, V – narażony

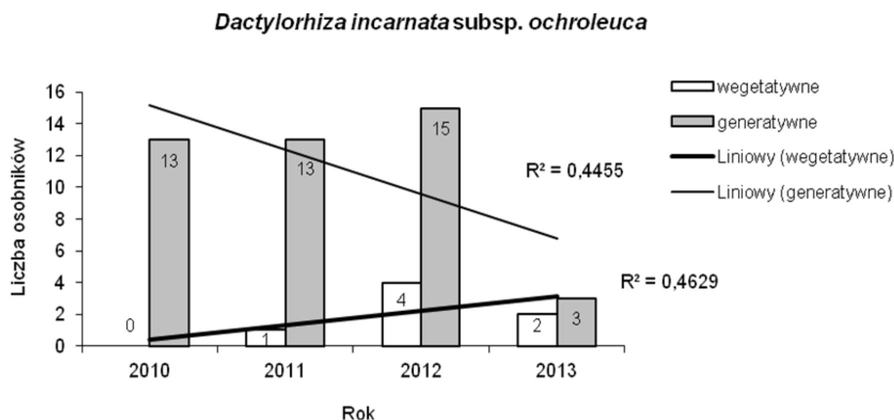
Źródło: opracowano na podstawie: * Zarzycki, Szeląg 2006; ** Kaźmierczakowa, Zarzycki (red.) 2001.

## 11.4. Wyniki

### 11.4.1. Dynamika liczebności populacji gatunków zagrożonych

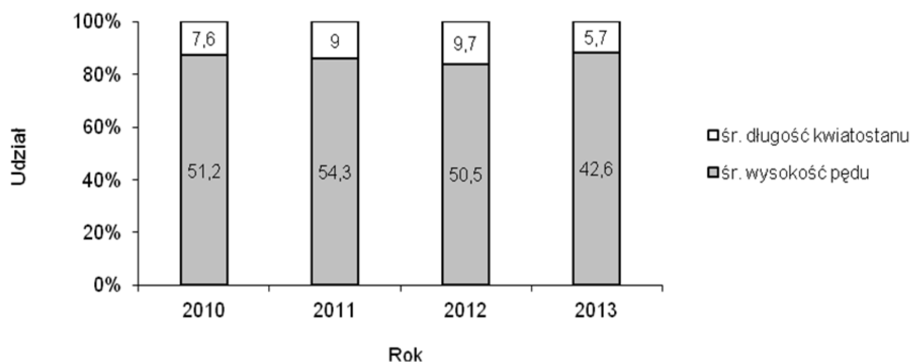
**Kukułka krwista żółtawa *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca*.** W latach 2010-2012 zwiększyła się liczba osobników *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca*: z 13 – odnotowanych w 2010 roku do 19 (2012 r., Ryc. 11.2), po czym w 2013 roku spadła do pięciu. Wzrosło również zagęszczenie storczyka: z 0,52 osob./m$^2$ do 0,76 osob./m$^2$, a w ostatnim roku badań zmalało do 0,2 osobn./m$^2$. W 2013 roku osobniki generatywne cechowała najmniejsza średnia wysokość (42,6 cm) i najmniejszy stosunek długości kwiatostanów do wysokości pędów (13,4%), co świadczy o gorszej kondycji osobników (Ryc. 11.3). Podobnie zmieniała się liczebność kukułki krwistej typowej *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó subsp. *incarnata*, obecnej na powierzchni monitoringowej (z czterech osobników w 2010 roku do siedmiu w 2012 roku i jednego osobnika w 2013 roku). Fluktuacjom liczebności populacji obu storczyków towarzyszył niewielki wzrost ogólnej liczby gatunków rosnących na badanej powierzchni (z 24 do 30, Ryc. 11.4). Obecnie z większym pokryciem niż w latach ubiegłych występuje w szuwarze wierzba rokita *Salix rosmarinifolia*, dorastająca do 1 m wysokości.

Zimą 2012 roku, wokół stanowiska kukułki krwistej żółtawej, przeprowadzono zabieg ogławiania brzóz, dzięki czemu całkowicie odsłonięto stanowisko storczyka. W 2013 roku, w sąsiedztwie powierzchni badawczej, odnotowano pojedyncze osobniki brzozy brodawkowatej, osiki i wierzb – pięciopręcikowej i szarej.



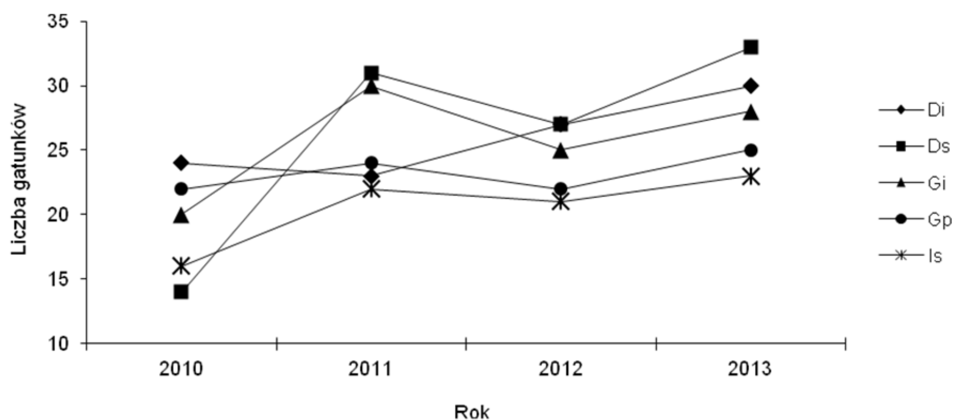

**Ryc. 11.2.** Zmiany liczby osobników wegetatywnych i generatywnych kukułki krwistej żółtawej w latach 2010-2013

Źródło: badania własne.




**Ryc. 11.3.** Zmiany kondycji osobników kukułki krwistej żółtawej w latach 2010-2013

Źródło: badania własne.



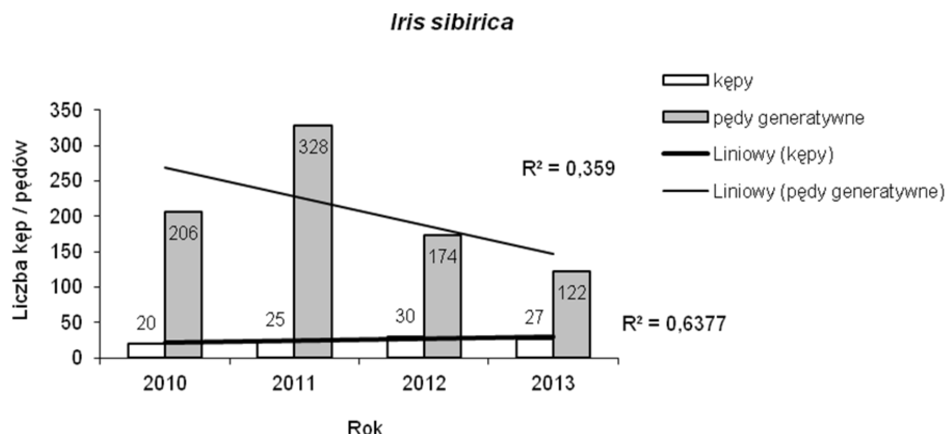

**Ryc. 11.4.** Bogactwo florystyczne fitocenoz ze stanowiskami badanych gatunków

Objaśnienia: Di – *Dactylorhiza incarnata subsp. ochroleuca*, Ds – *Dianthus superbus*, Gi – *Gladiolus imbricatus*, Gp – *Gentiana pneumonanthe*, Is – *Iris sibirica*

Źródło: badania własne.

**Kosaciec syberyjski *Iris sibirica*.** W ciągu trzech lat na badanym stanowisku zwiększyła się liczba kęp kosaćca syberyjskiego: z 20 odnotowanych w 2010 roku do 27 w 2013 roku (Ryc. 11.5). Wzrosło również ich zagęszczenie: z 0,8 kępy/m$^2$ do 1,1 kępy/m$^2$. Jednak w porównaniu z 2011 rokiem, prawie trzykrotnie zmalała liczba pędów generatywnych kosaćca. Wzrostowi liczby kęp *Iris sibirica* towarzyszył nie-

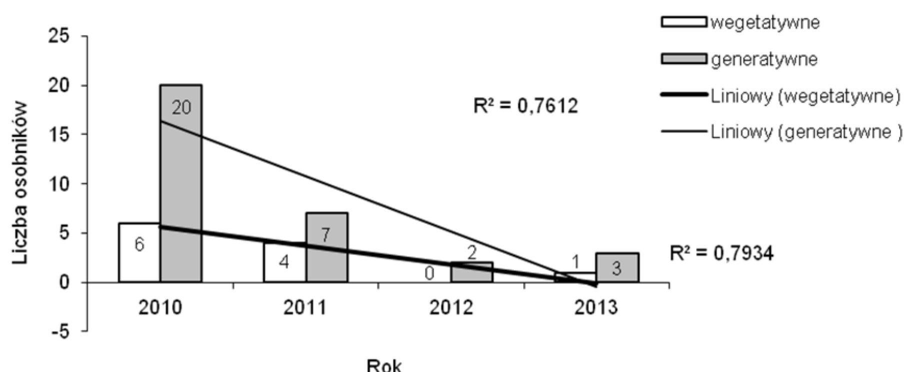
wielki wzrost ogólnej liczby gatunków rosnących na badanej powierzchni (z 16 do 23, Ryc. 11.4). Łąka trzęślicowa wokół stanowiska kosaćca zarasta wierzbą rokitą i brzozą brodawkowatą.




**Ryc. 11.5.** Zmiany liczby kęp i pędów generatywnych kosaćca syberyjskiego w latach 2010-2013

Źródło: badania własne.

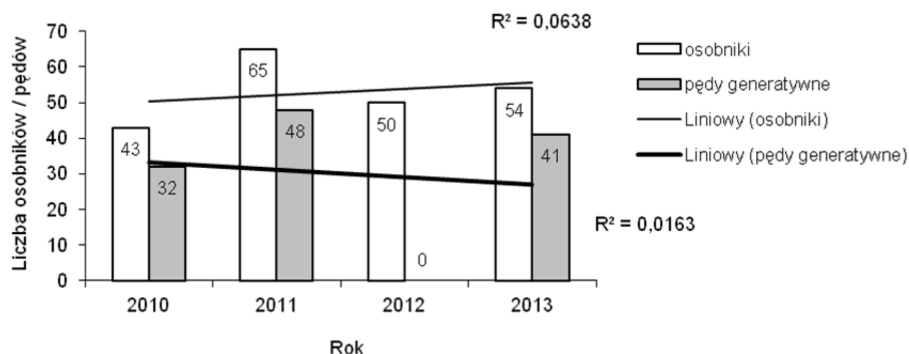
**Mieczyk dachówkowaty *Gladiolus imbricatus*.** Populacja mieczyka dachówkowatego w uroczysku Rynki liczy obecnie kilkaset osobników. Gatunek ten obficie kwitnie i owocuje, tworząc średniej wielkości skupienia, którym często towarzyszą kępy kosaćca syberyjskiego. Na stanowisku objętym monitoringiem, w ciągu ostatnich dwóch lat drastycznie zmniejszyła się liczba osobników mieczyka (poza badaną powierzchnią populacja zwiększyła swoją liczebność kilkakrotnie). Z 26 osobników (zagęszczenie 1,04 osob./m$^2$) odnotowanych w 2010 roku, pozostały jedynie cztery (zagęszczenie 0,16 osob./m$^2$) (Ryc. 11.6). W ciągu trzech lat na powierzchni wzrosła ogólna liczba gatunków (z 20 do 28, Ryc. 11.4), przy niezmiennym pokryciu dominującej trzęślicy modrej. Stanowisko *Gladiolus imbricatus* jest w tej części uroczyska częściowo zacienione (20%) przez olchę rosnącą na skraju wyniesienia.




**Ryc. 11.6.** Zmiany liczby osobników wegetatywnych i generatywnych mieczyka dachówkowatego w latach 2010-2013

Źródło: badania własne.

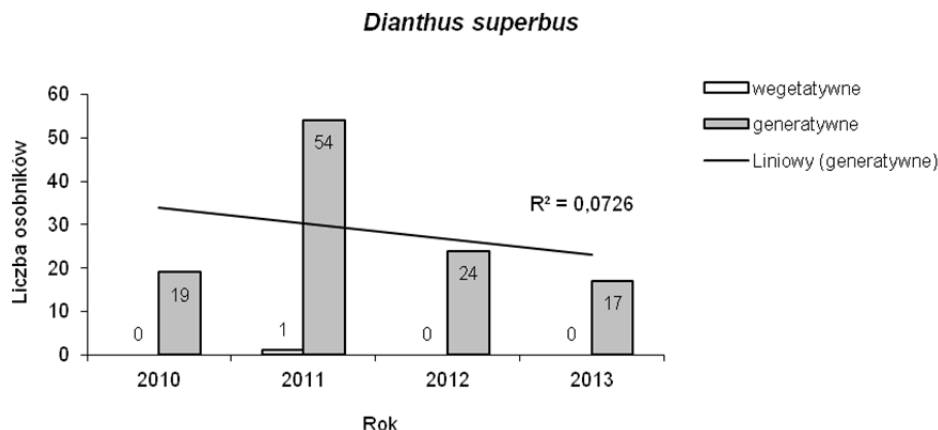
**Goryczka wąskolistna *Gentiana pneumonanthe*.** W 2013 roku na badanym stanowisku wystąpiły 54 osobniki goryczki, co stanowi o 11 więcej niż w 2010 roku i o 11 mniej w porównaniu z maksymalną liczbą osobników odnotowaną w 2011 roku (Ryc. 11.7). Pędy tej rośliny, zwłaszcza generatywne, są chętnie zjadane przez zwierzęta, co w 2012 roku uniemożliwiło ich policzenie. W ciągu trzech lat badań ogólna liczba gatunków na powierzchni zmieniła się w niewielkim stopniu (wzrosła z 22 do 25, Ryc. 11.4). W płacie dominuje trzęślica modra, a towarzyszą jej, z większym pokryciem niż inne gatunki, *Carex cespitosa* L. i *Salix rosmarinifolia* (w warstwie b i c).




**Ryc. 11.7.** Zmiany liczby osobników i pędów generatywnych goryczki wąskolistnej w latach 2010-2013

Źródło: badania własne.

**Goździk pyszny *Dianthus superbus*.** W uroczysku Rynki goździk pyszny występuje dość licznie na kilku stanowiskach, na skraju mineralnych wyniesień wśród łąk trzęślicowych. W 2010 roku na powierzchni badawczej stwierdzono 19 osobników goździka (zagęszczenie 0,76 osob./m$^2$), w kolejnym roku – 55, a w 2013 – 17 (Ryc. 11.8). Spadkowi liczebności goździka towarzyszył wzrost ogólnej liczby gatunków runa: z 14 (2010 rok) do 33 (2013 rok, Ryc. 11.4). Sukcesja wierzby rokity i brzóz oraz silne zadarnienie runa (trzęślica modra pokrywa ponad ¾ powierzchni) ogranicza w znacznym stopniu różnorodność florystyczną zbiorowiska.




**Ryc. 11.8.** Zmiany liczby pędów wegetatywnych i generatywnych goździka pysznego w latach 2010-2013

Źródło: badania własne.

## **11.5.** Zmiany bogactwa florystycznego fitocenoz

Analizując zmiany liczebności populacji badanych gatunków i zmiany ogólnej liczby gatunków, na powierzchniach monitoringowych zaobserwowano pewne prawidłowości. Na wszystkich powierzchniach badawczych w obrębie łąk trzęślicowych w 2011 roku wzrosła liczba gatunków roślin naczyniowych (o 2–16 gatunków w płacie), w kolejnym, 2012 roku – zmalała (o 1–5 gatunków), po czym w 2013 roku ponownie wzrosła o 2–6 taksonów. Zmianom ogólnej liczby gatunków w fitocenozach towarzyszyły zmiany liczebności gatunków objętych monitoringiem. Podobnie jak ogólna liczba gatunków w płatach, zmieniła się liczebność populacji *Dianthus superbus* i *Gentiana pneumonanthe* (hemikryptofity). W przypadku obu

gatunków nastąpił wzrost liczby osobników w 2011 roku (*Dianthus superbus* – 189% i *Gentiana pneumonanthe* – 51%) i był on większy niż spadek liczby osobników w kolejnym roku – 2012 (*Dianthus superbus* – 56% i *Gentiana pneumonanthe* – 40%). W 2013 roku jedynie goryczka wąskolistna zwiększyła liczebność o kolejne 8% osobników, natomiast liczebność goździka spadła o 29%. W przypadku geofitów (*Iris sibirica* i *Gladiolus imbricatus*) każdy gatunek charakteryzowała inna dynamika populacji. U kosaćca syberyjskiego z roku na rok wzrastała liczba kęp, po czym w 2013 roku zmalała o trzy. Można jednak zauważyć analogię między zmianami liczebności opisywanych wcześniej gatunków (*Dianthus superbus* i *Gentiana pneumonanthe*), a zmianami liczebności pędów generatywnych kosaćca. Liczba tych pędów po pierwszym roku badań (2011) wzrosła o 59%, w kolejnym zmalała o 47%, a w 2013 roku zmalała o dalsze 30% (dynamika analogiczna do zmian odnotowanych u *Dianthus superbus*). Jedynie w przypadku mieczyka dachówkowatego liczba osobników i pędów generatywnych w latach 2011-2012 malała, a w 2013 roku nieznacznie wzrosła.

Ogólna liczba gatunków na powierzchni monitoringowej, założonej w obrębie szuwaru turzycy tunikowej *Caricetum appropinquatae*, zmniejszyła się w 2011 roku, a w kolejnym roku zwiększyła (odwrotnie niż w przypadku łąk trzęślicowych). W latach 2010-2012, liczebność kukułki krwistej żółtawej (geofit) zwiększała się, po czym w 2013 roku zmniejszyła (podobnie jak liczebność kęp kosaćca syberyjskiego). Analizując strukturę wielkości osobników, stwierdzono większą średnią wysokość pędów generatywnych w 2011 roku (54,3 cm) niż w roku 2010 (51,2 cm) i w latach 2012-2013 (50,5 cm i 42,6 cm), co świadczy o pogarszającej się kondycji storczyka. Spośród geofitów jedynie mieczyk dachówkowaty zwiększył swoją liczebność (2013 rok).

## **11.6.** Zalecane zabiegi ochrony czynnej

Istotnym zagrożeniem dla utrzymania stanowisk badanych gatunków roślin w Narwiańskim Parku Narodowym, są następujące czynniki:

- sukcesja krzewów i drzew,
- wkraczanie inwazyjnych gatunków roślin zielnych (w przypadku łąki trzęślicowej – trzcinnika piaskowego *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth.),
- brak ekstensywnego użytkowania łąk (corocznego późnoletniego koszenia), które zapobiega sukcesji i wpływa na wzrost poziomu różnorodności florystycznej fitocenoz,

- pogorszenie uwodnienia torfowisk, spowodowane odpływem wód rowami melioracyjnymi, zlokalizowanymi w centralnej i północno-wschodniej części obiektu.

W związku z tym, że wszystkie badane gatunki roślin preferują umiarkowane światło (Zarzycki i in. 2002), zalecane jest stałe monitorowanie stopnia zacienienia ich stanowisk. W przypadku zbyt silnego rozrostu drzew i krzewów konieczne jest usuwanie olchy, brzóz i wierzb. W najbliższym sąsiedztwie stanowiska *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca* zabiegi ochrony czynnej, polegające na ogławianiu brzóz i wierzb, należy przeprowadzać nie rzadziej niż co 4–5 lat.

W celu utrzymania stanowisk gatunków łąkowych *Iris sibirica*, *Gladiolus imbricatus*, *Gentiana pneumonanthe* oraz *Dianthus superbus* zalecane jest koszenie łąk trzęślicowych raz do roku lub raz na dwa lata w miesiącach sierpień-wrzesień. Oprócz koszenia, nieodzowne jest wycinanie drzew i najwyższych krzewów rosnących na obrzeżach grądzików, zwłaszcza w najbliższym sąsiedztwie stanowisk mieczyka dachówkowatego i kosaćca syberyjskiego. Zabieg należy powtarzać co kilka lat (nie rzadziej niż co 5 lat).

## **11.7.** Dyskusja

Spośród najcenniejszych elementów flory Narwiańskiego Parku Narodowego, pięć gatunków objęto stałym monitoringiem (Tab. 11.1). Badane populacje roślin mają na terenie Parku zróżnicowaną liczbę stanowisk. *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca*, zagrożona wyginięciem w skali kraju (Bernacki 2001) i regionu (Wołkowycki 2008), występuje na obszarze Narwiańskiego Parku Narodowego jedynie w uroczysku Rynki. Niewielka lokalna populacja, licząca kilkanaście osobników, wyznacza zachodnią granicę zasięgu występowania tego storczyka w Polsce i razem z populacją kukułki krwistej żółtawej, występującej w Kotlinie Biebrzańskiej, pełni kluczową rolę dla zachowania tego gatunku na Nizinie Północnopodlaskiej (Bernacki 2001). Pozostałe badane gatunki występują na kilku stanowiskach w Parku z różną liczebnością – w przypadku goździka pysznego *Dianthus superbus* i mieczyka dachówkowatego *Gladiolus imbricatus* na tyle małą, że zagrażają im czynniki losowe. Częściej spotykanymi gatunkami są goryczka wąskolistna *Gentiana pneumonanthe*, która w granicach Parku występuje w dość licznych populacjach, podobnie jak rosnący na obrzeżach wszystkich większych wyniesień mineralnych kosaciec syberyjski *Iris sibirica*. Siedliska obrzeży grądzików, gdzie lokują się stanowiska monitorowanych gatunków, podlegają niewielkim przemianom.

Rośliny tu rosnące zagrożone są głównie przez czynniki biocenotyczne: wnikanie obcych gatunków inwazyjnych lub rozwój ekspansywnych roślin zielnych. Brak użytkowania zmiennowilgotnych łąk ze związku *Molinion*, które są najważniejszym typem siedlisk dla obserwowanych gatunków, powoduje ekspansję krzewów i podrostu drzew (sukcesja).

Zmiany użytkowania łąk trzęślicowych: zaprzestanie koszenia, nadmierny wypas, osuszanie, zaorywanie – prowadzą do zmiany struktury i funkcji zbiorowiska, zaniku rzadkich gatunków charakterystycznych i stopniowego zmniejszenia areału łąk. W runie niekoszonych łąk ze związku *Molinion* w pierwszym etapie sukcesji rozwijają się ekspansywne gatunki zielne, najczęściej trawy (trzęślica modra *Molinia caerulea* (L.) Moench., śmiałek darniowy *Deschampsia cespitosa* (L.) P.B., trzcinnik piaskowy *Calamagrostis epigejos* i lancetowaty *C. canescens* (Weber) Roth lub perz właściwy *Elymus repens* (L.) Gould) lub gatunki ziołoroślowe (wiązówka błotna *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., pokrzywa zwyczajna *Urtica dioica* L., ostrożeń polny *Cirsium arvense* (L.) Scop.). Następnym etapem sukcesji jest pojawienie się w zbiorowisku drzew i krzewów: wierzb, brzozy brodawkowatej, jałowca, sosny lub osiki, a kolejnym – formowanie się zarośli i inicjalnych postaci lasu (Kącki, Załuski 2004). W uroczysku Rynki, stanowiskom monitorowanych gatunków zagraża sukcesja w kierunku zbiorowisk zaroślowych. Dalszy brak użytkowania łąk, w runie których dominuje trzęślica modra i trzcinnik piaskowy, może doprowadzić do zajęcia całej powierzchni grądzików przez wierzby, zwłaszcza *Salix cinerea* i *Salix rosmarinifolia*. Warunkiem zachowania łąk trzęślicowych w uroczysku jest przywrócenie tradycyjnej ekstensywnej gospodarki kośnej. Zalecane jest koszenie łąk raz do roku późnym latem, a w następnych latach koszenie połączone z umiarkowanym wypasaniem (Moora i in. 2007).

## Literatura


Bernacki L. 2001. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó subsp. *ochroleuca* (Boll) P. F. Hunt et Summerh. Kukułka krwista żółtawa (Storczyk krwisty żółtawy). [W]: Kaźmierczakowa R., Zarzycki K. (red.), Polska czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków, 551-553.

Dziejma C., Wołkowycki D. 2004. Flora roślin naczyniowych Narwiańskiego Parku Narodowego. [W]: Banaszuk H. (red.), Przyroda Podlasia. Narwiański Park Narodowy. Wyd. Ekonomia i Środowisko, Białystok, 195-207.

Kaźmierczakowa R., Zarzycki K. (red.) 2001. Polska czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków.

Kącki Z., Załuski T. 2004. Zmiennowilgotne łąki trzęślicowe (*Molinion*). [W]: Herbich J. (red.), Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000. Murawy, łąki, ziołorośla, wrzosowiska, zarośla. Ministerstwo Środowiska, Warszawa, 159-170.

Kołos A., Matowicka B., Stepaniuk M. 1996. Kompleksowe badania przyrodnicze w projektowanym rezerwacie przyrody „Rynki" w Narwiańskim Parku Krajobrazowym. Problemy Ekologii Krajobrazu, 2: 95-98.

Matowicka B., Kołos A. 2010. Nowe stanowisko *Gladiolus imbricatus* (Iridaceae) w Dolinie Górnej Narwi (Narwiański Park Narodowy). Fragm. Flor. Geobot. Polonica, 17.2: 411-414.

Moora M., Kose M., Jõgar Ü. 2007. Optimal management of the rare *Gladiolus imbricatus* in Estonian coastal meadows indicated by its population structure. Appl. Veg. Sci., 10: 161-168.

Wołkowycki D., Dziejma C., Szewczyk M. 2003. Rośliny naczyniowe Narwiańskiego Parku Narodowego. Parki Nar. Rez. Przyr., 22.3: 369-406.

Wołkowycki D. 2006a. Diversity of the flora of vascular plants on the mineral habitat islands in the Upper Narew Valley (NE Poland). Pol. J. Env. Stud., 15.5d: 264-267.

Wołkowycki D. 2006b. Influence of the isolation and size of mineral-habitat islands on the species richness of vascular plants in the Upper Narew Valley (NE Poland). Pol. Bot. Stud., 22: 551-560.

Wołkowycki D. 2008. Ocena stopnia zagrożenia storczykowatych w województwie podlaskim. [W]: Brzosko E., Wróblewska A., Tałałaj I. (red.), Problemy badawcze i perspektywy ochrony storczykowatych w Polsce. Uniwersytet w Białymstoku, Instytut Biologii, Osowiec-Twierdza, 25-32.

Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W., Szeląg Z., Wołek J., Korzeniak U. 2002. Ecological indicator values of vascular plants of Poland. Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski. PAN, Inst. Botaniki im. W. Szafera, Kraków.

Zarzycki K., Szeląg Z. 2006. Czerwona lista roślin naczyniowych w Polsce. [W]: Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W., Szeląg Z. (red.), Czerwona lista roślin i grzybów Polski. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków, 9-20.

# 12 Obce gatunki roślin zagrożeniem dla ekosystemów Biebrzańskiego Parku Narodowego

Izabela **Tałałaj** / Emilia **Brzosko** / Ewa **Pirożnikow**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii, Zakład Botaniki

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: izagry@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Jednym z głównych zagrożeń bioróżnorodności są inwazje gatunków obcych. Proces ten jest problemem w skali globalnej, a jego konsekwencje obserwowane są na wszystkich poziomach organizacji życia. Rozprzestrzenianie się obcych, inwazyjnych gatunków powszechnie obserwuje się na terenach cennych przyrodniczo, podlegających ochronie. Należą do nich obiekty o unikalnych walorach przyrodniczych. Jednym z nich jest Biebrzański Park Narodowy (BbPN), w granicach którego odnotowano 133 gatunki roślin obcego pochodzenia, należące do 100 rodzajów i 40 rodzin, z czego 34 gatunki uznano za inwazyjne. Najliczniejszą grupę stanowią przedstawiciele złożonych, Asteraceae (25 gat.). Większość gatunków obcych BbPN to rośliny jednoroczne (58%) oraz byliny (26%). Pochodzą one głównie z różnych regionów Europy i Azji. Wśród obcych gatunków roślin BbPN archeofity i kenofity mają podobny udział (odpowiednio 47% i 52%). Od kilku lat BbPN podejmuje działania, których celem jest eliminacja roślin inwazyjnych, najbardziej zagrażających trwaniu naturalnych ekosystemów doliny Biebrzy.

**Słowa kluczowe:** gatunki inwazyjne, inwazja, mokradła, parki narodowe

## **12.1.** Wstęp

Inwazje gatunków obcych uznane są za jedno z głównych zagrożeń bioróżnorodności. W dłuższej perspektywie, w skali globalnej, według pesymistycznej prognozy zakładającej zanik barier geograficznych pomiędzy zasięgami gatunków, inwazje mogą doprowadzić do ponad 70% redukcji różnorodności gatunkowej roślin okrytozalążkowych (Brown 1995). Buord i Lesouëf (2006) ustalili w swoim przeglądzie roślin z europejskich czerwonych list, że 29 gatunków roślin jest zagrożonych lub wyginęło z powodu oddziaływania gatunków inwazyjnych.

Proces inwazji, jako jedna z form ekspansji, wpisany jest w biologię i ewolucję gatunków, ale jego przebieg i natężenie stymulowane są działalnością człowieka (Faliński 2004). Wprowadzenie obcych gatunków do uprawy, otwarcie nowych dróg migracji, wzbogacenie środków sprzyjających dyspersji oraz utworzenie siedlisk niewystępujących dotąd w środowisku, istotnie zwiększyły częstotliwość i zasięg inwazji. Nadmierne rozprzestrzenianie się gatunków obcych, niesie za sobą wiele negatywnych skutków ekologicznych. Pojawiają się one na wszystkich poziomach organizacji życia, począwszy od zmian w genetyce populacji, po zmiany w funkcjonowaniu ekosystemów. Do najważniejszych należy wypieranie gatunków rodzimych, degradacja siedlisk przyrodniczych, powstanie nowych typów zbiorowisk z przewagą obcych gatunków, ukształtowanie nowych relacji między gatunkami rodzimymi i obcymi, rozmycie genetyczne rodzimych gatunków w wyniku krzyżowania się z obcymi taksonami. Gatunki obce mogą być przyczyną bezpośredniej toksyczności, stać się rezerwuarem pasożytów i nosicielami patogenów (Tokarska-Guzik 2005). Nadmierny udział gatunków obcych powoduje także zaburzenie procesów ekologicznych warunkujących funkcjonowanie ekosystemu, np. odnawiania się kluczowych elementów jego struktury, procesów torfotwórczych, upośledzenie roli ekosystemu w krajobrazie i zacieranie specyfiki szaty roślinnej (Faliński 2004). Zmiany w kompozycji gatunkowej roślin, wynikające z bezpośrednich oddziaływań konkurencyjnych, pociągają za sobą zmiany w zespołach zwierzęcych, np. znaczącą redukcję różnorodności zapylaczy. Obce gatunki roślin stanowią też konkurencję dla rodzimych w wabieniu zapylaczy, co w konsekwencji może spowodować obniżenie sukcesu reprodukcyjnego gatunków rodzimych.

Powszechnie obserwuje się wkraczanie gatunków obcych, w tym inwazyjnych, na tereny cenne przyrodniczo, podlegające ochronie. Należą do nich obiekty o unikalnych w skali kraju i Europy walorach przyrodniczych, takich jak Kotlina Biebrzańska, wpisana na listę siedlisk konwencji RAMSAR i obszarów Natura 2000.

## **12.2.** Obce gatunki roślin na obszarach chronionych

Jedną z najbardziej charakterystycznych cech inwazji biologicznych jest inicjowanie tego procesu na obszarach, na których naturalna równowaga ekologiczna została zaburzona wskutek ingerencji człowieka (Money i in. 2005). Dopiero po fazie kolonizacji siedlisk antropogenicznych dochodzi do inwazji na siedliskach półnaturalnych, a nawet naturalnych. Przykłady gatunków obcych, które w pierwszej kolejności opanowały siedliska naturalne, należą do rzadkości. Uważa się, że wysoka na ogół liczba gatunków na obszarach o wysokim stopniu naturalności, zwiększa konkurencję względem przybysza i uniemożliwia jego rozprzestrzenianie (Byers 2001). Mimo, że sekwencja „infekowania" fitocenoz o określonym stopniu przekształcenia wydaje się być regułą, to najcenniejsze przyrodniczo obszary nie są wolne od gatunków obcych (de Porter 2007). Badania nad skalą inwazyjności w polskich parkach narodowych i krajobrazowych wykazały, że spośród różnych grup organizmów, największą grupę gatunków obcych stanowią rośliny naczyniowe. Jest ich trzykrotnie więcej niż wszystkich gatunków zwierząt i charakteryzują się one wyższą inwazyjnością. Łącznie na obszarach chronionych zanotowano 236 obcych gatunków roślin, co stanowi 18% tych roślin stwierdzonych w Polsce. Jednocześnie, obszary chronione na północy kraju charakteryzują się wyższym udziałem gatunków obcych niż w części południowej, a największą ich liczbę odnotowano w Wigierskim Parku Narodowym (Najberek i Solarz 2011).

Spośród wszystkich wykazanych gatunków obcego pochodzenia na obszarach chronionych, w Polsce przeważają gatunki nieinwazyjne, które nie wywierają istotnego wpływu na lokalną przyrodę. Z kolei frekwencja gatunków obcych inwazyjnych jest wyższa na obszarach parków krajobrazowych, gdzie reżim ochronny jest niższy niż w parkach narodowych (Najberek i Solarz 2011). Z drugiej strony, badania przeprowadzone przez Otrębę i Ferchmina (2007) w Kampinowskim Parku Narodowym pokazują, że liczba obcych gatunków drzew w parku i jego otulinie jest wyższa niż gatunków rodzimych (40 *vs* 33), a niemal połowa z nich występuje masowo lub licznie. Dotychczasowe analizy zagrożenia cennych przyrodniczo obszarów stanowią jedynie preludium do badań szczegółowych nad skalą inwazyjności. Rozpoznanie skali problemu w poszczególnych regionach oraz na terenie całego kraju pozwoli na wypracowanie działań eliminujących gatunki inwazyjne i ograniczających ich dalszą ekspansję.

## **12.3.** Obce gatunki roślin w Biebrzańskim Parku Narodowym

Biebrzański Park Narodowy (BbPN) zajmuje środkową pozycję pod względem liczby gatunków obcych wykazanych dla polskich parków narodowych (Najberek i Solarz 2011). Na skalę potencjalnego zagrożenia, na jakie narażone są naturalne siedliska Kotliny Biebrzańskiej, wskazuje położenie parku w bardziej „zainfekowanej" północnej części kraju i dominujący na jego obszarze udział ekosystemów mokradłowych, wyjątkowo silnie narażonych na inwazje biologiczne (Howard 1999). W granicach BbPN odnotowano 133 gatunki obcego pochodzenia, należące do 100 rodzajów i 40 rodzin (Tab. 12.1). Blisko połowa rodzin jest reprezentowana przez pojedyncze taksony. Najliczniejszą grupę roślin obcego pochodzenia stanowią przedstawiciele złożonych, Asteraceae (25 gatunków). Większość gatunków obcych to rośliny jednoroczne (58%) oraz byliny (26%). Pochodzą one głównie z różnych regionów Europy i Azji. Znacznie mniej gatunków przywędrowało z Afryki (5) i Ameryki Środkowej lub Południowej (4). Udział archeofitów (gatunków, które przywędrowały i trwale się zadomowiły przed końcem XV wieku), kształtuje się na podobnym poziomie (47%) jak kenofitów (52%), które przybyły i zadomowiły się po XV wieku, począwszy od okresu wielkich odkryć geograficznych. Tylko jeden gatunek – stulisz wschodni *Sisymbrium orientalne* jest przejściowo zawlekany, nie zadomawia się trwale z powodu nieodpowiednich warunków klimatycznych. Według kryteriów przyjętych przez Tokarską-Guzik i in. (2012), zdecydowana większość roślin obcego pochodzenia w BbPN to gatunki nieinwazyjne (75%), a blisko połowa z nich jest zadomowiona wyłącznie na siedliskach ruderalnych i segetalnych. Pozostałe gatunki zadomowione, nieinwazyjne reprezentują dwie równe grupy zajmujące albo tylko siedliska antropogeniczne i seminaturalne, albo wchodzące również do zbiorowisk naturalnych. Jedynie tatarak zwyczajny *Acorus calamus* występuje wyłącznie na siedliskach pólnaturalnych i naturalnych.

**Tabela 12.1.** Rośliny obcego pochodzenia* na terenie Biebrzańskiego Parku Narodowego ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych (szary kolor)

| Nazwa łacińska | Nazwa polska | Rodzina | FŻ | Pochodzenie | GH | ZB | Status |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Quercus rubra* L. | Dąb czerwony | Fagaceae | d | Am. Płn. | Kn | SN | zad., inwaz. |
| *Juglans regia* L. | Orzech włoski | Junglandaceae | d | Azja | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Salix acutifolia* Willd. | Wierzba ostrolistna | Salicaceae | d/ k | Europa/Azja | Kn | ASN | zad. |
| *Urtica urens* L. | Pokrzywa żegawka | Urticaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Fallopia convolvulus* (L.) A. Löve | Rdestówka powojowata | Polygonaceae | r | Europa/Azja | Ar | ASN | zad. |
| *Rumex confertus* Willd. | Szczaw omszony | Polygonaceae | b | Europa/Azja | Kn | AS | zad., inwaz. |
| *Rumex longifolius* DC. | Szczaw domowy | Polygonaceae | b | Europa | Kn | AS | zad. |
| *Chenopodium hybridum* L. | Komosa wielkolistna | Chenopodiaceae | r | Antropog. | Ar | A | zad. |
| *Corispermum hyssopifolium* L. | Wrzosowiec hyzopolistny | Chenopodiaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Corispermum leptopterum* (Asch.) Iljin | Wrzosowiec cienkoskrzydełkowy | Chenopodiaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Kochia scoparia* (L.) Schrad. | Mietelnik żakula | Chenopodiaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Salsola kali* L. subsp. *ruthenica* (Iljin) Soó | Solanka kolczysta | Chenopodiaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Amaranthus retroflexus* L. | Szarłat szorstki | Amaranthaceae | r | Am. Płn./ Śr. | Kn | A | zad., inwaz. |
| *Agrostemma githago* L. | Kąkol polny | Caryophyllaceae | r | Europa | Ar | A | zad., ustęp. |
| *Melandrium album* (Mill.) Garcke | Bniec biały | Caryophyllaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Scleranthus annuus* L. | Czerwiec roczny | Caryophyllaceae | r | Europa/Azja | Ar | ASN | zad. |
| *Spergula arvensis* L. | Sporek polny | Caryophyllaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Consolida regalis* Gray | Ostróżeczka polna | Ranunculaceae | r | Europa/Azja | Ar | ASN | zad. |
| *Papaver argemone* L. | Mak piaskowy | Papaveraceae | r | Europa/Azja | Ar | ASN | zad. |
| *Papaver dubium* L. | Mak wątpliwy | Papaveraceae | r | Europa/Azja | Ar | ASN | zad. |
| *Papaver rhoeas* L. | Mak polny | Papaveraceae | r | Europa/Azja | Ar | ASN | zad. |
| *Fumaria officinalis* L. | Dymnica pospolita | Fumariaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Armoracia rusticana* P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. | Chrzan pospolity | Brassicaceae | b | Europa | Ar | AS | zad. |
| *Bunias orientalis* L. | Rukiewnik wschodni | Brassicaceae | b | Europa/Azja | Kn | AS | zad., inwaz. |

| Nazwa łacińska | Nazwa polska | Rodzina | FŻ | Pochodzenie | GH | ZB | Status |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Camelina sativa* (L.) Crantz. | Lnicznik siewny | Brassicaceae | r/dw | Europa/Azja | Ar | A | zad., ustęp. |
| *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. | Tasznik pospolity | Brassicaceae | r/dw | Śródziemn. | Ar | A | zad. |
| *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl | Stulicha psia | Brassicaceae | r | Azja | Ar | A | zad. |
| *Diplotaxis muralis* (L.) DC. | Dwurząd murowy | Brassicaceae | b | Europa/Azja | Kn | AS | zad. |
| *Lepidium ruderale* L. | Pieprzyca gruzowa | Brassicaceae | r/dw | Azja | Ar | A | zad. |
| *Raphanus raphanistrum* L. | Rzodkiew świrzepa | Brassicaceae | r | Europa/Azja | Ar | A | zad. |
| *Sisymbrium altissimum* L. | Stulisz pannoński | Brassicaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Sisymbrium loeselii* L. | Stulisz Loesela | Brassicaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Sisymbrium officinale* (L.) Scop. | Stulisz lekarski | Brassicaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Sisymbrium orientale* L. | Stulisz wschodni | Brassicaceae | r/dw | Śródziemn. | Ef | A | niezad. |
| *Sisymbrium wolgense* M. Bieb. Ex E. Fourn. | Stulisz nadwołżański | Brassicaceae | b | Europa | Kn | A | zad. |
| *Thlaspi arvense* L. | Tobołki polne | Brassicaceae | r | Azja | Ar | A | zad. |
| *Viola arvensis* Murray | Fiołek polny | Violaceae | r | ? | Ar | A | zad. |
| *Ribes rubrum* L. | Porzeczka zwyczajna | Grossulariaceae | k | Europa | Kn | ASN | zad. |
| *Padus serotina* (Ehrh.) Borkh. | Czeremcha amerykańska | Rosaceae | d | Am. Płn./Śr. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Prunus domestica* L. subsp. *domestica* | Śliwa domowa typowa | Rosaceae | k/d | Azja | Kn | AS | zad. |
| *Pyrus communis* L. | Grusza pospolita | Rosaceae | d | Antropog. | Kn | ASN | zad. |
| *Rosa rugosa* Thunb. | Róża pomarszczona | Rosaceae | k | Azja | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun. | Tawlina jarzębolistna | Rosaceae | k | Azja | Kn | ASN | zad. |
| *Caragana arborescens* Lam. | Karagana syberyjska | Fabaceae | k/d | Azja | Kn | AS | lok. zad. |
| *Lupinus polyphyllus* Lindl. | Łubin trwały | Fabaceae | b | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Medicago sativa* L. s. str. | Lucerna siewna | Fabaceae | b | Azja | Kn | AS | zad. |
| *Medicago* x *varia* Martyn | Lucerna pośrednia | Fabaceae | b | Antropog. | Kn | AS | zad. |
| *Robinia pseudacacia* L. | Robinia akacjowa | Fabaceae | d | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Vicia hirsuta* (L.) Gray | Wyka drobnokwia-towa | Fabaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Vicia sativa* L. | Wyka siewna | Fabaceae | r | Antropog. | Ar | A | zad. |

| Nazwa łacińska | Nazwa polska | Rodzina | FŻ | Pochodzenie | GH | ZB | Status |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. | Wyka czteronasienna | Fabaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Vicia villosa* Roth | Wyka kosmata | Fabaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Oenothera biennis* L. s. str. | Wiesiołek dwuletni | Onagraceae | r/dw | ? | Kn | AS | nieokre-ślony |
| *Malva alcea* L. | Ślaz zygmarek | Malvaceae | b | Europa | Ar | AS | zad. |
| *Malva neglecta* Wallr. | Ślaz zaniedbany | Malvaceae | dw/b | Azja | Ar | A | zad. |
| *Malva pusilla* Sm. | Ślaz drobnokwiatowy | Malvaceae | r/dw | Antropog. | Ar | A | zad. |
| *Malva sylvestris* L. | Ślaz dziki | Malvaceae | dw/b | Europa | Ar | A | zad. |
| *Geranium pusillum* Burm. F. ex L. | Bodziszek drobny | Geraniaceae | r | Azja | Ar | A | zad. |
| *Ptelea trifoliata* L. | Parczelina trójlist-kowa | Rutaceae | k/d | Am. Płn. | Kn | ASN | lok. zad. |
| *Acer negundo* L. | Klon jesionolistny | Aceraceae | d | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Aesculus hippocastanum* L. | Kasztanowiec pospo-lity | Hippocastanaceae | d | Europa | Kn | ASN | zad. |
| *Impatiens balsamina* L. | Niecierpiek balsami-na | Balsaminaceae | r | Azja | Kn | A | uprawiany |
| *Impatiens glandulifera* Royle | Niecierpek gruczo-łowaty | Balsaminaceae | r | Azja | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Impatiens parviflora* DC. | Niecierpek drobno-kwiatowy | Balsaminaceae | r | Azja | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Parthenocissus inserata* (A. Kern.) Fritsch | Winobluszcz pięcio-listkowy | Vitaceae | k | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Cornus sericea* L. emend. Murray | Dereń rozłogowy | Cornaceae | k | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Aethusa cynapium* L. | Blekot pospolity | Apiaceae | r | Antropog. | Ar | A | zad., ustęp. |
| *Conium maculatum* L. | Szczwół plamisty | Apiaceae | r/dw | Europa/Azja/Afryka | Ar | A | zad. |
| *Heracleum mantegazzianum* Sommer & Levier | Barszcz Mantegazziego | Apiaceae | dw/b | Kaukaz | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Heracleum sosnowskyi* Manden. | Barszcz Sosnowskiego | Apiaceae | b | Kaukaz | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Anagallis arvensis* L. | Kurzyślad polny | Primulaceae | r | Azja/Afryka | Ar | A | zad. |
| *Anchusa arvensis* (L.) M. Bieb. | Farbownik polny | Boraginaceae | r | Śródziemn. | Ar | A | zad. |
| *Anchusa officinalis* L. | Farbownik lekarski | Boraginaceae | b | Europa/Azja | Ar | AS | zad. |
| *Myosotis arvensis* (L.) Hill. | Niezapominajka polna | Boraginaceae | r/dw | Europa/Azja/Afryka | Ar | A | zad. |
| *Datura stramonium* L. | Bieluń dziędzierzawa | Solanaceae | r | Am. Płn. | Kn | A | zad. |
| *Hyoscyamus niger* L. | Lulek czarny | Solanaceae | r/dw | Europa/Azja/Afryka | Ar | A | zad. |

| Nazwa łacińska | Nazwa polska | Rodzina | FŻ | Pochodzenie | GH | ZB | Status |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Lycium barbarum* L. | Kolcowój szkarłatny | Solanaceae | k | Europa/Azja | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Physalis alkekengi* L. | Miechunka rozdęta | Solanaceae | b | Europa/Azja | Kn | ASN | zad. |
| *Solanum nigrum* L. emend. Mill. | Psianka czarna | Solanaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Odontites verna* (Bellardi) Dumort. | Zagorzałek wiosenny | Scrophulariaceae | r | Antropog. | Ar | A | zad. |
| *Veronica opaca* Fr. | Przetacznik ćmy | Scrophulariaceae | r | Europa | Ar | A | zad., ustęp. |
| *Veronica persica* Poir. | Przetacznik perski | Scrophulariaceae | r | Azja | Kn | A | zad., inwaz. |
| *Ballota nigra* L. | Mierznica czarna | Lamiaceae | b | Europa | Ar | A | zad. |
| *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. | Marzymięta grzebie-niasta | Lamiaceae | r | Azja | Kn | A | zad., ustęp. |
| *Lamium album* L. | Jasnota biała | Lamiaceae | b | Europa/Azja | Ar | AS | zad. |
| *Lamium amplexicaule* L. | Jasnota różowa | Lamiaceae | r | Europa/Azja | Ar | A | zad. |
| *Lamium purpureum* L. | Jasnota purpurowa | Lamiaceae | r/dw | Europa | Ar | A | zad. |
| *Leonurus cardiaca* L. | Serdecznik pospolity | Lamiaceae | b | Europa/Azja | Ar | A | zad. |
| *Nepeta cataria* L. | Kocimiętka właściwa | Lamiaceae | b | Europa/Azja | Ar | A | zad. |
| *Asclepias syriaca* L. | Trojeść amerykańska | Asclepiadaceae | b | Am. Płn. | Kn | AS | zad., inwaz. |
| *Syringa vulgaris* L. | Lilak pospolity | Oleaceae | k/d | Europa | Kn | ASN | zad. |
| *Galium spurium* L. | Przytulia fałszywa | Rubiaceae | r | Europa/Azja | Ar | AS | zad. |
| *Lonicera tatarica* L. | Wiciokrzew tatarski | Caprifoliaceae | k | Europa/Azja | Kn | AS | zad. |
| *Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake | Śnieguliczka biała | Caprifoliaceae | k | Am. Płn. | Kn | ASN | zad. |
| *Viburnum lantana* L. | Kalina hordowina | Caprifoliaceae | k | Europa/Azja/ Afryka | Kn | AS | lok. zad. |
| *Echinocystis lobata* (F. Michx.) Torr. & A. Gray | Kolczurka klapowa-na | Cucurbitaceae | r | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Anthemis arvensis* L. | Rumian polny | Asteraceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Artemisia abrotanum* L. | Bylica Boże drzewko | Asteraceae | pk | Europa | Kn | ASN | zad. |
| *Artemisia absinthium* L. | Bylica piołun | Asteraceae | b/pk | Śródziemn. | Ar | AS | zad. |
| *Aster* x *salignus* Willd. | Aster wierzbolistny | Asteraceae | b | Am. Płn. | Kn | A | zad., inwaz. |
| *Bidens frondosa* L. | Uczep amerykański | Asteraceae | r | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Centaurea cyanus* L. | Chaber bławatek | Asteraceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Chamomilla recutita* (L.) Rauschert | Rumianek pospolity | Asteraceae | r | Europa | Ar | A | zad., ustęp. |
| *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb. | Rumianek bezpromieniowy | Asteraceae | r | Am. Płn/Azja | Kn | A | zad. |

| Nazwa łacińska | Nazwa polska | Rodzina | FŻ | Pochodzenie | GH | ZB | Status |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cichorium intybus* L. | Cykoria podróżnik | Asteraceae | b | Europa/Azja | Ar | A | zad. |
| *Conyza canadensis* (L.) Cronquist | Konyza kanadyjska | Asteraceae | r | Am. Płn. | Kn | A | zad., inwaz. |
| *Echinops sphaerocephalus* L. | Przegorzan kulisty | Asteraceae | b | Europa/Azja | Kn | AS | lok. zad. |
| *Erigeron annuus* (L.) Pers. | Przymiotno białe | Asteraceae | b | Am. Płn. | Kn | AS | zad., inwaz. |
| *Galinsoga ciliata* (Raf.) S. F. Blake | Żółtlica owłosiona | Asteraceae | r | Am. Śr./Pd. | Kn | A | zad., inwaz. |
| *Galinsoga parviflora* Cav. | Żółtlica drobnokwia-towa | Asteraceae | r | Am. Śr./Pd. | Kn | A | zad., inwaz. |
| *Helianthus tuberosus* L. | Słonecznik bulwiasty | Asteraceae | b | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Matricaria maritima* L. subsp. *inodora* (L.) Dostál | Maruna nadmorska bezwonna | Asteraceae | r/b | Antropog. | Ar | A | zad. |
| *Rudbeckia hirta* L. | Rudbekia owłosiona | Asteraceae | b | Am. Płn. | Kn | AS | lok. zad. |
| *Rudbeckia laciniata* L. | Rudbekia naga | Asteraceae | b | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Senecio vernalis* Waldst. & Kit. | Starzec wiosenny | Asteraceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Senecio vulgaris* L. | Starzec zwyczajny | Asteraceae | r | Śródziemn. | Ar | A | zad. |
| *Solidago gigantea* Aiton | Nawłoć późna | Asteraceae | b | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Sonchus asper* (L.) Hill | Mlecz kolczasty | Asteraceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Sonchus oleraceus* L. | Mlecz zwyczajny | Asteraceae | r/dw | Europa | Ar | A | zad. |
| *Tanacetum parthenium* (L.) Sch. Bip. | Wrotycz maruna | Asteraceae | b | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Xanthium strumarium* L. | Rzepień pospolity | Asteraceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Elodea canadensis* Michx. | Moczarka kanadyj-ska | Hydrocharitaceae | b | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John | Moczarka delikatna | Hydrocharitaceae | b | Am. Płn. | Kn | AN | lok. zad., inwaz. |
| *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. | Miotła zbożowa | Poaceae | r | ? | Ar | A | zad. |
| *Bromus arvensis* L. | Stokłosa polna | Poaceae | r | Śródziemn. | Ar | A | zad. ustęp. |
| *Bromus carinatus* Hook & Arn. | Stokłosa spłaszczona | Poaceae | r/dw | Am. Płn. | Kn | ASN | zad., inwaz. |
| *Bromus tectorum* L. | Stokłosa dachowa | Poaceae | r | Europa/Azja | Ar | A | zad. |
| *Digitaria ischaemum* (Schreb.) H. L. Mühl. | Palusznik nitkowaty | Poaceae | r | Europa | Ar | A | zad. |
| *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. | Palusznik krwawy | Poaceae | r | Azja | Ar | A | zad. |

| Nazwa łacińska | Nazwa polska | Rodzina | FŻ | Pochodzenie | GH | ZB | Status |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. | Chwastnica jednostronna | Poaceae | r | Azja | Ar | AS | zad., inwaz. |
| *Eragrostis minor Host.* | Miłka drobna | Poaceae | r | Europa/Azja | Kn | A | zad. |
| *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. | Włośnica zielona | Poaceae | r | Śródziemn./ Azja | Ar | A | zad., inwaz. |
| *Acorus calamus* L. | Tatarak zwyczajny | Araceae | b | Azja | Kn | SN | zad. |

* Status gatunku przyjęty za: Tokarska-Guzik B., Dajdok Z., Zając M., Zając A., Urbisz A., Danielewicz W., Hołdyński C. 2012. Rośliny obcego pochodzenia w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych. GDOŚ, Warszawa.

Objaśnienia: **FŻ** – uogólniona forma życiowa: **r** – roślina roczna, **dw** – roślina dwuletnia, **b** – bylina, **k** – krzew, **pk** – półkrzew, **d** – drzewo; **GH** – grupa geograficzno-historyczna: **Ef** – efemerofit, **Kn** – kenofit, **Ar** – archeofit; **ZB** – rodzaj kolonizowanych zbiorowisk: **N** – naturalne, **S** – seminaturalne, **A** – antropogeniczne; Status: **zad.** – zadomowiony, **niezad.** – niezadomowiony, **ustęp.** – ustępujący, **lok. zad.** – lokalnie zadomowiony, **inwaz.** – inwazyjny.

Źródło: Werpachowski C. 2005. Świat roślin naczyniowych Kotliny Biebrzańskiej i Biebrzańskiego Parku Narodowego. [W:] Dyrcz A., Werpachowski C. (red.) Przyroda Biebrzańskiego Parku Narodowego. Wyd. Biebrzański Park Narodowy, Osowiec-Twierdza: 87-106; BbPN informacja ustna.

## **12.4.** Cechy gatunków inwazyjnych Biebrzańskiego Parku Narodowego

Aktualna lista roślin inwazyjnych Biebrzańskiego Parku Narodowego, według kryteriów przyjętych przez Tokarską-Guzik i in. (2012), obejmuje 34 gatunki należące do 30 rodzajów i 19 rodzin, z czego najliczniejszą są Asteraceae (Tab. 12.1). Na liście tej nie został uwzględniony, uznany za wymarły, lnicznik właściwy *Camelina alyssum*, natomiast wpisano obecny w otulinie parku barszcz Sosnowskiego *Heracleum sosnowskyi*. Uwzględniono również gatunki uznane za potencjalnie inwazyjne: trojeść amerykańską *Asclepias syriaca* i moczarkę delikatną *Elodea nuttallii*. Drzewa i krzewy są reprezentowane przez 25% gatunków inwazyjnych. Rośliny jednoroczne i byliny wykazują podobny udział. Najliczniejsza grupa gatunków inwazyjnych (65%) wywodzi się z obu Ameryk, a blisko 30% z obszaru Azji. Wszystkie są kenofitami. Ponad 60% gatunków inwazyjnych wykazuje zdolność do kolonizowania różnych typów siedlisk, bez względu na stopień ich przekształcenia. Natomiast 32% tych roślin zajmuje siedliska wyłącznie antropogeniczne albo antropogeniczne i seminaturalne; tylko jeden gatunek – dąb czerwony *Quercus rubra* zajmuje siedliska półnaturalne i naturalne.

Zgodnie ze statusem gatunku, przyjętym przez Tokarską-Guzik i in. (2012), uwzględniającym kryteria przyjęte przez zespół ekspertów Europejskiej i Śródziemnomorskiej Organizacji Ochrony Roślin (Brunel i in. 2010), obejmujące takie cechy jak: zasięg w Polsce, wielkość populacji, typy kolonizowanych siedlisk, tendencje dynamiczne i rodzaj zagrożenia ze strony danej rośliny, w Kotlinie Biebrzańskiej dominują gatunki uznane za inwazyjne w skali całego kraju (24 gatunki). Połowę z nich zaklasyfikowano do najwyższej – IV kategorii, obejmującej te rośliny, których występowanie na obszarze Polski ma bardzo istotne znaczenie. Są one reprezentowane przez dużą liczbę stanowisk, charakteryzujących się wysoką liczebnością. Większość z nich nadal zwiększa liczbę stanowisk lub zajmowany obszar. W Biebrzańskim Parku Narodowym należą do nich: dąb czerwony *Q. rubra*, czeremcha amerykańska *Padus serotina*, robinia akacjowa *Robinia pseudoacacia*, klon jesionolistny *Acer negundo*, niecierpek gruczołowaty i drobnokwiatowy *Impatiens glandulifera* i *parviflora*, barszcz Mantegazziego i Sosnowskiego *Heracleum mantegazzianum* i *sosnowskyi*, kolczurka klapowana *Echinocystis lobata*, nawłoć późna *Solidago gigantea*, moczarka kanadyjska *Elodea canadensis*, stokłosa spłaszczona *Bromus carinatus*. Drugą co do liczebności w BbPN grupę gatunków uznanych za inwazyjne w skali kraju stanowią taksony zaklasyfikowane do najniższej – I kategorii, reprezentowane przez obficie występujące chwasty segetalne lub ruderalne. W Kotlinie Biebrzańskiej należą do nich: przetacznik perski *Veronica persica*, konyza kanadyjska *Conyza canadensis*, żółtlica owłosiona i drobnokwiatowa *Galinsoga ciliata i parviflora*, chwastnica jednostronna *Echinochloa crus-galli*, włośnica zielona *Setaria viridis* i szarłat szorstki *Amaranthus retroflexus*. Do III kategorii, obejmującej gatunki występujące na niewielu stanowiskach, ale z dużą ilościowością lub w rozproszeniu na wielu stanowiskach, o znanym znaczącym zagrożeniu ekologicznym, ekonomicznym lub społecznym, należą: rukiewnik wschodni *Bunias orientalis*, łubin trwały *Lupinus polyphyllus* i uczep amerykański *Bidens frondosa*. Z kolei do II kategorii, zawierającej gatunki, które już ujawniły właściwości inwazyjne w niektórych regionach, zwiększają zajmowany areał bądź liczbę stanowisk lub cechują się dużym potencjałem inwazyjnym, znanym z innych krajów, na terenie BbPN należą: przymiotno białe *Erigeron annuus* i słonecznik bulwiasty *Helianthus tuberosus*. Spośród gatunków inwazyjnych w skali regionalnej w dolinie Biebrzy występują 2 gatunki z najwyższej – IV kategorii: róża pomarszczona *Rosa rugosa* i rudbekia naga *Rudbeckia laciniata*, 1 gatunek z III kategorii: dereń rozłogowy *Cornus sericea*, 3 gatunki z II kategorii: orzech włoski *Juglans regia*, szczaw omszony *Rumex confertus* i winobluszcz pięciolistkowy *Parthenocissus inserata* oraz 1 gatunek z I kategorii: kolcowój szkarłatny *Lycium barbarum*.

## **12.5.** Wybrane gatunki silnie inwazyjne w dolinie Biebrzy

Stopień „zainfekowania” ekosystemów doliny Biebrzy przez określone gatunki inwazyjne nie został do tej pory opisany. Problem, jaki stwarzają te rośliny jest szczególnie widoczny lokalnie, w płatach najobficiej przez nie zajętych. Introdukowany przez Rosjan na przełomie XIX/XX wieku **dereń rozłogowy**, stanowi obecnie ogromny problem na siedliskach typowych dla zarośli wierzbowych *Salicetum pentandro-cinereae* (ALMQ. 1929) PASS. 1961, w których jest on silnie konkurencyjny względem rodzimych gatunków wierzb. Dereń, wraz z innymi gatunkami drzew i krzewów, uczestniczy również w sukcesji wtórnej porzuconych łąk i pastwisk. Spotkać go można na siedliskach zaburzonych: skrajach dróg z rowami melioracyjnymi, w lejach po bombach. Pojedyncze osobniki derenia występują w całej dolinie, ale największe ich zagęszczenie notowane jest w okolicy Osowca-Twierdzy, skąd rozciąga się w górę rzeki do Goniądza i w dół rzeki do wsi Sośnia (Mirski 2009). Dereń zmienia skład gatunkowy siedlisk i wypiera istniejące zbiorowiska. W latach 2007 i 2009, na terenie Uroczyska Marachy (okolice Sośni) przeprowadzono akcję wykopywania derenia, która doprowadziła do zniszczenia blisko 100% osobników na zajętym obszarze (Werpachowski 2012).

Spośród gatunków jednorocznych, poważnym zagrożeniem dla naturalnych biotopów Kotliny Biebrzańskiej jest **kolczurka klapowana**, umieszczona na liście 100 najgroźniejszych gatunków inwazyjnych Europy. Kolczurka występuje na bardzo licznych stanowiskach w Kotlinie Biebrzańskiej, wzdłuż cieków wodnych. Widocznym źródłem jej ekspansji są osady ludzkie, gdzie jest obserwowana w przydomowych ogródkach. W miejscach obfitego jej występowania dochodzi do deformowania roślin zielnych i krzewów. W 2013 roku Biebrzański Park Narodowy rozpoczął działania mechanicznego usuwania kolczurki z zagrożonych siedlisk. Jedynie wykopywanie roślin przynosi oczekiwane efekty (Tokarska-Guzik i in. 2012). Bardzo ważne jest też edukowanie społeczeństwa w celu zaniechania dalszej hodowli tej groźnej rośliny. Zróżnicowane biotopy o charakterze mokradłowym BbPN w ostatnich latach stały się również obszarem intensywnej kolonizacji jednorocznego **uczepu amerykańskiego**. *B. frondosa* jest bardzo konkurencyjny w stosunku do niektórych rodzimych gatunków nadwodnych, w tym uczepu zwisłego i trójlistkowego *B. cernua* i *tripartita* (Urbisz i in. 2009). Walka z tym gatunkiem polega na jego mechanicznym koszeniu. Z roku na rok, coraz większy obszar doliny Biebrzy zajmuje także jednoroczny **niecierpek drobnokwiatowy**, powszechnie uważany za rzadszy w północno-wschodniej części kraju niż na południu (Tokarska-Guzik 2005). W BbPN gatunek ten zajmuje zbiorowiska ze związku *Alliarion*

Oberd. (1957) 1962 oraz bardzo zróżnicowane typy lasów i siedliska antropogeniczne. Jest bardzo częsty przy szlakach komunikacyjnych. Niecierpek stanowi konkurencję dla rodzimych gatunków jednorocznych i bylin. Usuwanie *I. parviflora* polega przede wszystkim na powtarzanym przez kilka lat wyrywaniu roślin przed okresem dojrzewania owoców, jednak pod warunkiem, że mamy do czynienia z początkowym etapem wnikania gatunku na dany obszar (Tokarska-Guzik i in. 2012).

Bardzo dużym zagrożeniem w zbiorowiskach leśnych BbPN są też inwazyjne drzewa, początkowo nasadzane przez leśników w celu zwiększenia produkcji drewna. Dotyczy to **czeremchy amerykańskiej** i **dębu czerwonego**, które znalazły w dolinie Biebrzy dogodne warunki rozwoju (Werpachowski 2005). Czeremcha szybko opanowuje podszyt i niższe warstwy drzewostanu, utrudniając naturalne odnowienia lasu i eliminując gatunki runa. Dąb czerwony ogranicza różnorodność gatunkową fitocenoz, głównie ze względu na bardzo powolny rozkład opadłych liści (Tokarska-Guzik 2005). W przypadku *P. serotina* najbardziej skuteczną metodą jest wyrywanie młodych osobników na obszarach, które drzewo zaczyna dopiero opanowywać. Natomiast usuwanie *Q. rubra* polega na wycinaniu drzew dorosłych i cierpliwym usuwaniu osobników młodocianych, które mogą pojawiać się w miejscach wcześniej zajętych jeszcze przez wiele lat (Tokarska-Guzik i in. 2012). Do tej pory przeprowadzono jedynie mechaniczne usuwanie czeremchy w okolicy wsi Sośnia, jednak nie uzyskano oczekiwanych efektów.

## Podziękowania

Składamy serdeczne podziękowania pracownikom Biebrzańskiego Parku Narodowego, a w szczególności Agnieszce Henel za pomoc w zbieraniu materiałów do niniejszego opracowania.

## Literatura

Buord S., Lesouëf J. Y. 2006. Consolidating knowledge on plant species in need for urgent attention at European level. Conservatoire Botanique National de Brest, Brest.

Brown J. H. 1995. Macroecology. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.

Brunel S., Branquart E., Fried G., van Valkenburg J., Brundu G., Starfinger U., Buholzer S., Uludag A., Joseffson M., Baker R. 2010. The EPPO prioritization for invasive alien plants. OEPP/EPPO Bulletin, 40: 407-422.

Byers J. E. 2001. Physical habitat attribute mediates biotic resistance to non-indigenous species invasion. Oecologia, 130: 146-156.

De Poorter M. 2007. Invasive alien species and protected areas – a scoping report. IUCN, Gland Cambridge: 1-93.

Faliński J.B. 2004. Inwazje w świecie roślin: mechanizmy, zagrożenia, projekt badań. Phytocoenosis (N.S.) 16 Seminarium Geobot., 10: 1-31.

Howard G. 1999. Invasive species and wetlands. Outline of a keynote presentation to the 7th Conference of the Contracting Parties to the Convention on Wetlands. Ramsar COP7 Background Document 24.

Mirski P. 2009. Zastosowanie metod klasyfikacji do oceny ekspansji derenia rozłogowego *Cornus sericea* w Dolinie Biebrzy. Manuskrypt. SGGW, Warszawa.

Mooney H., Mack R., McNeely J., Neville L., Schei P., Waage J. 2005. Invasive alien species: a new synthesis. SCOPE: 63. Island Press, Washington and London.

Najberek K., Solarz W. 2011. Inwazje biologiczne w polskich parkach narodowych i krajobrazowych. [W:] Głowaciński Z., Okarma H., Pawłowski J., Solarz W. (red.), Księga gatunków obcych inwazyjnych w faunie Polski. IOP, Kraków: 624-639.

Otręba A., Ferchmin M. 2007. Obce gatunki drzew miarą przekształcenia przyrody Kampinowskiego Parku Narodowego. Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej, 16: 234-244.

Tokarska-Guzik B. 2005. The establishment and spread of alien species (kenophytes) in the flora of Poland. Wyd. Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.

Tokarska-Guzik B., Dajdok Z., Zając M., Zając A., Urbisz A., Danielewicz W., Hołdyński C. 2012. Rośliny obcego pochodzenia w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych. GDOŚ, Warszawa.

Urbisz A., Urbisz A., Błażyca B., Tokarska-Guzik B. 2009. Uczep amerykański – *Bidens frondosa*. [W:] Dajdok Z., Pawlaczyk P. (red.) Inwazyjne gatunki roślin ekosystemów mokradłowych Polski. Wyd. Klubu Przyrodników, Świebodzin: 52-53.

Werpachowski C. 2005. Świat roślin naczyniowych Kotliny Biebrzańskiej i Biebrzańskiego Parku Narodowego. [W:] Dyrcz A., Werpachowski C. (red.) Przyroda Biebrzańskiego Parku Narodowego. Wyd. Biebrzański Park Narodowy, Osowiec-Twierdza: 87-106.

Werpachowski Ł. 2012. Odnawianie się derenia rozłogowego (*Cornus sericea* L.) na terenie Biebrzańskiego Parku Narodowego. Manuskrypt. UwB, Białystok.

# 13 Różnorodność biologiczna – florystyczna i zbiorowisk roślinnych śródmiejskiej strefy Białegostoku

Grażyna **Łaska** / Monika **Kolendo**

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul. Wiejska 45A, 15-351 Białystok
e-mail: g.laska@pb.edu.pl

## Streszczenie

W śródmiejskiej strefie Białegostoku znaczną różnorodnością biologiczną charakteryzuje się jedynie dolina rzeki Białej (Wołkowycki 1999; Łaska 2012). Celem niniejszej pracy jest określenie różnorodności biologicznej – florystycznej i zbiorowisk roślinnych fragmentu nieużytkowanych i niekoszonych łąk w dolinie Białej, zlokalizowanych w sąsiedztwie linii kolejowej Białystok-Sokółka i ulicy Sitarskiej w centrum Białegostoku. Poznanie procesów i warunków środowiska, wpływających na różnorodność gatunkową tego obszaru przyczyni się do skutecznej ochrony miejskich wysp zieleni w centrum Białegostoku i pozwoli na określenie kierunków dalszych działań w powstrzymywaniu strat w bioróżnorodności miasta.

Na podstawie badań fitosocjologicznych i kartograficznych szaty roślinnej badanego fragmentu doliny Białej, w latach 2012 i 2013, zidentyfikowano 24 typy zbiorowisk roślinnych. Wśród nich znajduje się 5 zbiorowisk wymagających ochrony w formie wyznaczenia obszarów Natura 2000. Do grupy tej należą niżowe łąki użytkowane ekstensywnie *Arrhenathereteum elatioris* Br.-Bl. ex Scherr. 1925 (kod 6510), ziołorośla nadrzeczne *Calystegio-Angelicetum archangelicae litoralis* Pass. (1957) 1959, *Urtico-Calystegietum sepium* Gors et Th. Mull. 1969 i *Calystegio-Epilobietum hirsuti* Hilbig, Heinrich et Nieman 1972 (kod 6430) oraz fragmenty nadrzecznego łęgu wierzbowego *Salicetum albo-fragilis* R. Tx. 1955 (kod 91E0). Badania wskazują również na obecność 12. chronionych gatunków roślin, wśród których najliczniejszą grupę stanowią storczyki, w tym *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó i *Epipactis palustris* (L.) Crantz.

Obecność cennych siedlisk przyrodniczych i licznych stanowisk chronionych gatunków roślin w strefie śródmiejskiej Białegostoku, świadczy o szczególnej wartości przyrodniczej i różnorodności biologicznej tego terenu.

**Słowa kluczowe**: dolina rzeki Białej, zmienność geobotaniczna, cenne typy siedlisk przyrodniczych Natura 2000, gatunki chronione, cyfrowa mapa roślinności

## **13.1.** Wstęp

Miasto jest specyficznym środowiskiem funkcjonowania roślinności, pełniącej na terenach zurbanizowanych wiele ważnych funkcji. Z jednej strony jest ona istotnym elementem poprawy warunków życia mieszkańców, z drugiej – ma swój udział w formowaniu specyficznych siedlisk różnorodnych gatunków roślin i zwierząt, zastępujących im siedliska naturalne (Zimny 2005; Wysocki 2008). Szczególną ostoją różnorodności w strefie śródmiejskiej są fragmenty dolin rzecznych. Jednak znacznym zagrożeniem dla ich bogactwa jest regulacja koryt rzecznych oraz ingerencja w reżim hydrologiczny, co w konsekwencji pogarsza warunki środowiskowe fauny i flory i przyczynia się do zaniku nielicznych naturalnych ekosystemów w przestrzeni miejskiej (Kozłowska 2005; Kupiec, Pieńkowska 2010; Łaska 2012).

W centrum Białegostoku dolina rzeki Białej, obok zwartych kompleksów leśnych, stanowi jeden z najważniejszych elementów budujących system przyrodniczy miasta. Bogactwo florystyczne tej przestrzeni jest wynikiem oddziaływania zarówno czynników naturalnych, takich jak warunki siedliskowe, jak i działalności człowieka, związanej ze sposobem użytkowania terenu w śródmiejskiej strefie zurbanizowanej (Gamrat, Burczyk, 2007; Kryszak i in. 2007; Łaska 2009; Kwiatkowski, Gajko 2011).

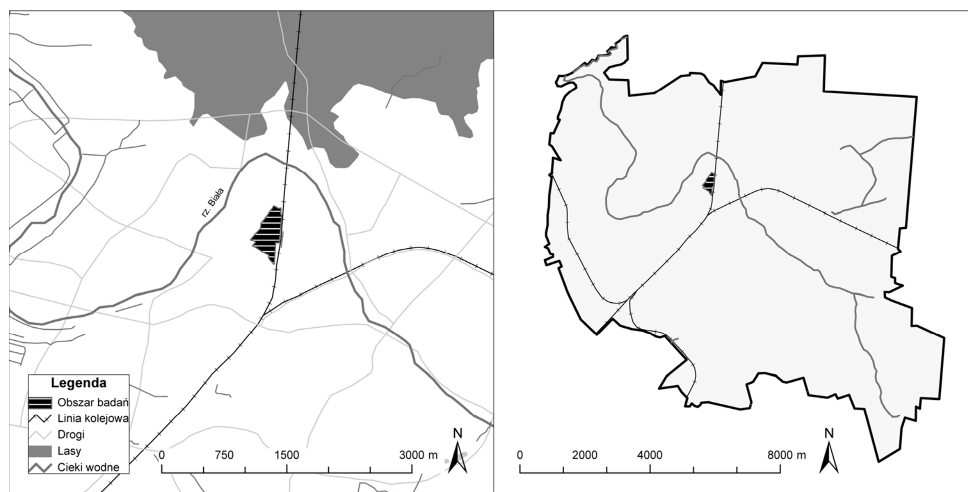
Celem niniejszej pracy jest określenie różnorodności biologicznej – florystycznej i zbiorowisk roślinnych fragmentu nieużytkowanych i niekoszonych łąk w dolinie rzeki Białej, zlokalizowanych w sąsiedztwie linii kolejowej Białystok-Sokółka i ulicy Sitarskiej w centrum Białegostoku. Zagrożeniem cennych obiektów przyrodniczych w dolinach rzecznych jest zaniechanie koszenia i zabiegów pielęgnacyjnych. Podjęcie działań ochronnych wymaga dokonania dokładnej inwentaryzacji i waloryzacji wskazanego obszaru.

## **13.2.** Teren i obiekt badań

Badania prowadzono w Białymstoku, w północno-wschodniej Polsce. Obszary prawnie chronione o szczególnych walorach przyrodniczych na terenie miasta zajmują 103,9 ha, co stanowi 1% powierzchni Białegostoku. Są to dwa rezerwaty przyrody: Rezerwat Antoniuk i Rezerwat Zwierzyniec (Sokołowski 2006), zlokalizowane na obrzeżach miasta. W Śródmieściu jedynym obszarem, na którym odnotowano gatunki chronione i cenne siedliska przyrodnicze, jest obszar dolinny rzeki Białej (Kwiatkowski, Gajko 2011; Łaska 2012).

Obiektem badań jest fragment nieużytkowanych i niekoszonych łąk zlokalizowanych w centrum aglomeracji białostockiej. Zgodnie z podziałem administracyjnym miasta z 2004 roku (Uchwała Rady Miejskiej nr XXXI/331/04 z dnia 25 października 2004 roku), obszar ten należy do osiedla Antoniuk i usytuowany jest przy jego wschodniej granicy z osiedlem Białostoczek. Analizowany teren zajmuje powierzchnię 13,4 ha i obejmuje obszar pomiędzy linią kolejową prowadzącą do Sokółki a Rodzinnymi Ogrodami Działkowymi „Sady Antoniukowskie". Obszar badań jest fragmentem środkowego odcinka doliny rzeki Białej, która na tym terenie zmienia kierunek biegu z północno-zachodniego na południowy (Ryc. 13.1).

Badany teren rozciąga się na wysokości od 125 do 136 m n.p.m., o zaznaczającym się spadku w kierunku południowo-zachodnim. Pod względem geologicznym, jego powierzchnię budują głównie żyzne piaski humusowe i namuły den dolinnych oraz zagłębień okresowo przepływowych, jak też otaczające je piaski i żwiry równiny wodnolodowcowej.




**Ryc. 13.1.** Obiekt badań w sąsiedztwie doliny rzeki Białej w centrum Białegostoku

Źródło: Mapa topograficzna w skali 1:10 000, zmienione.

## **13.3.** Materiały i metody badań

Metodyka badań to kompilacja badań terenowych, geograficznych systemów informacji przestrzennej GIS oraz systemu globalnego pozycjonowania GPS. Badania terenowe prowadzono w lipcu 2012 roku oraz od kwietnia do maja 2013 roku. Łącznie wykonano 114 zdjęć fitosocjologicznych z wykorzystaniem 6-stopniowej

skali ilościowości Braun-Blanqueta na powierzchniach badawczych o wielkości 100 $m^2$ (10 ×10 m) (Dzwonko 2008). Każdą fitocenozę scharakteryzowano pod względem składu gatunkowego i sposobu użytkowania oraz zidentyfikowano syntaksonomicznie za Matuszkiewiczem (2008). Nazwy gatunków naczyniowych przyjęto za Mirkiem i in. (2002), nazwy mszaków za Ochyrą i in. (2003). W trakcie badań terenowych dokonano również rejestracji fotograficznej badanych płatów roślinnych, ze szczególnym uwzględnieniem gatunków objętych ochroną prawną.

Wykorzystując system globalnego pozycjonowania GPS, dokonano delimitacji poszczególnych zbiorowisk roślinnych i odnotowano stanowiska gatunków chronionych. Geograficzne systemy informacji przestrzennej pozwoliły na zobrazowanie rozkładu przestrzennego wyznaczonych zbiorowisk w postaci cyfrowej mapy zbiorowisk roślinnych. Kartogramy, czyli mapy statystyczne prezentujące średnią intensywność danego zjawiska w granicach pól odniesienia, na które podzielono obszar badań (Medyńska-Gulij 2012, Pasłowski i in. 2012), posłużyły do prezentacji rozmieszczenia gatunków chronionych odznaczających się największą liczebnością. Jako pojedyncze pole odniesienia przyjęto regularne pole geometryczne o powierzchni równej 100 $m^2$ (10 ×10 m). Rozmieszczenie zbiorowisk roślinnych i stanowiska gatunków chronionych zweryfikowano z uwarunkowaniami hipsometrycznymi i geologicznymi na cyfrowej płaszczyźnie oprogramowania GIS.

## **13.4.** Wyniki badań

W śródmiejskiej strefie Białegostoku dokonano oceny różnorodności biologicznej, fitosocjologicznej – zbiorowisk roślinnych i florystycznej cennych chronionych i rzadkich gatunków roślin, na obszarze nieużytkowanych i niekoszonych łąk w dolinie rzeki Białej, zlokalizowanych w sąsiedztwie linii kolejowej Białystok-Sokółka oraz przy ulicy Sitarskiej.

### **13.4.1.** Zmienność fitosocjologiczna zbiorowisk roślinnych

Na terenie badań stwierdzono występowanie 24. zbiorowisk roślinnych, w tym 22. zbiorowisk nieleśnych i 2 zbiorowiska leśne, reprezentujących 6 klas fitosocjologicznych (Ryc. 13.2). Wśród nich odnotowano 5 typów cennych siedlisk przyrodniczych będących przedmiotem zainteresowania Wspólnoty, wymagających ochrony w formie wyznaczenia obszarów Natura 2000 (Dz.U. z 2012 poz. 1041). Do grupy tej należą niżowe łąki użytkowane ekstensywnie *Arrhenathereteum elatioris* (kod 6510), ziołorośla nadrzeczne *Calystegio-Angelicetum archangelicae litoralis*,

*Urtico-Calystegietum sepium* i *Calystegio-Epilobietum hirsuti* (kod 6430) oraz fragmenty nadrzecznego łęgu wierzbowego *Salicetum albo-fragilis* (kod 91E0).

Syntaksonomia badanych zbiorowisk, zgodnie z ujęciem Matuszkiewicza (2008), przedstawia się następująco (Ryc. 13.2):

Klasa: *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937
Rząd: *Molinietalia caeruleae* W. Koch 1926
Związek: *Filipendulion ulmariae* Segal 1966
**Zespół: *Valeriano-Filipenduletum* Siss. In Westh. Et all. 1946**
**Facja z *Cirsium rivulare* (Jacq.) All.**
Związek: *Calthion palustris* R. Tx. 1936 em. Oberd. 1957
Grupa eutroficznych łąk wilgotnych
**Zespół: *Angelico-Cirsietum oleracei* R. Tx. 1937 em. Oberd. 1967**
**Zespół: *Cirsietum rivulare* Nowiński 1927**
Grupa mokrych łąk, częściowo zabagnionych
**Zespół: *Scirpetum sylvatici* Ralski 1931**
**Zb. *Deschampsia caespitosa***
**Facja z *Cirsium rivulare* (Jacq.) All.**
**Facja z *Equisetum palustre* L.**
Związek: *Alopecurion pratensis* Pass. 1964
**Zespół: *Alopecuretum pratensis* (Regel 1925) Steffen 1931**
**Facja z *Cirsium arvense* (L.) Scop.**
Rząd: *Arrhenatheretalia* Pawł. 1928
Związek: *Arrhenatherion elatioris* (Br.-Bl. 1925) Koch 1926
Grupa łąk grądowych
**Zespół: *Arrhenatheretum elatioris* Br.-Bl. ex Scherr. 1925**
**Zb. z *Dactylis glomerata* L.**
Rząd: *Trifolio fragiferae-Agrostietalia stoloniferae* R. Tx. 1970
**Zb. z *Rumex crispus* L.**

Klasa: *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg et R. Tx. In R. Tx. 1950
**Zb. z *Cirsium arvense* (L.) Scop.**
Rząd: *Onopordetalia acanthi* Br.-Bl. Et R. Tx. 1943 em. Gors 1966
Związek: *Onopordion acanthii* Br.-Bl. 1926
Podzwiązek: *Dauco-Melilotenion* Gors 1966 (pro all.)
**Zespół: *Artemisio-Tanacetetum vulgaris* Br.-Bl. 1931 corr. 1949**
Rząd: *Convolvuletalia sepium* R. Tx. 1950
Związek: *Senecion fluviatilis* R. Tx. (1947) 1950 em. R. Tx. 1967
**Zespół: *Calystegio-Angelicetum archangelicae litoralis* Pass. (1957)1959**
**Zb. z *Solidago canadensis* L.**

**Związek: *Convolvulion sepium* R. Tx. 1947 em. Th. Mull. 1981**
**Zespół: *Urtico-Calystegietum sepium* Gors et Th. Mull. 1969**
**Zespół: *Calystegio-Epilobietum hirsuti* Hilbig, Heinrich et Nieman 1972**

Klasa: *Phragmitetea* R. Tx. et Prsg 1942
Rząd: *Phragmitetalia* W. Koch 1926
Związek: *Phragmition* W. Koch 1926
Grupa wysokich i niskich szuwarów typowych
**Zespół: *Typhetum angustifoliae* (Allorge 1922) Soó 1927**
**Zespół: *Typhetum latifoliae* Soó 1927**
Związek: *Magnocaricion* W. Koch 1926
Grupa szuwarów wielkoturzycowych
**Zespół: *Caricetum rostratae* Rubel 1912**
**Zespół: *Caricetum distichae* (Nowiński 1928) Jonas 1933**
**Zespół: *Caricetum gracilis* (Graebn. et Hueck 1931) R. Tx. 1937**

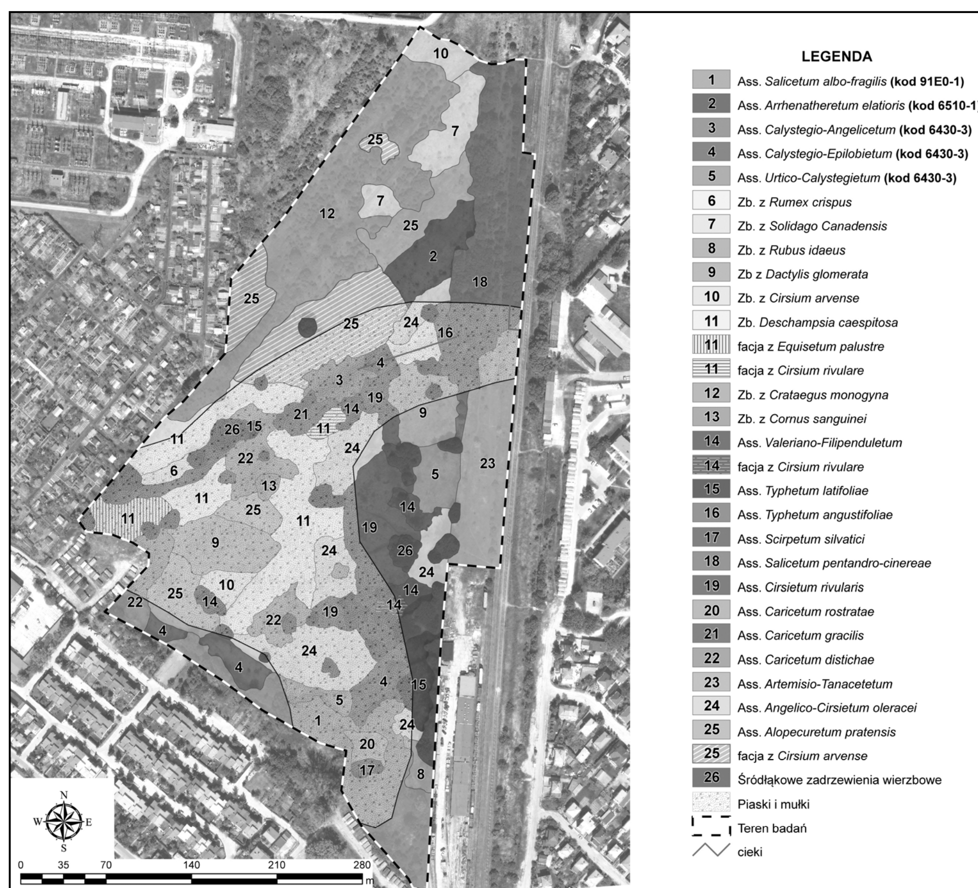
Klasa: *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Garb. 1961
**Zb. z *Crataegus monogyna* Jacq.**
**Zb. z *Cornus sanguinea* L.**

Klasa: *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et R. Tx. 1943
Rząd: *Alnetalia glutinosae* R. Tx. 1937
Związek: *Alnion glutinosae* (Malc. 1929) Meijer Drees 1936
**Zespół: *Salicetum pentandro-cinereae* (Almq. 1929) Pass. 1961**

Klasa: *Salicetea purpureae* Moor 1958
Rząd: *Salicetalia purpureae* Moor 1958
Związek: *Salicion albae* R. Tx. 1955
**Zespół: *Salicetum albo-fragilis* R. Tx. 1955**

Rozkład przestrzenny roślinności jest odzwierciedleniem uwarunkowań hipsometrycznych i geologicznych badanego terenu. Zidentyfikowane zbiorowiska wykazują korelację z rzędnymi terenu i utworami geologicznymi. W obniżeniu rozciągającym się w centralnej części badanego obszaru zlokalizowano siedliska hydrogeniczne z szuwarami wielkoturzycowymi związku *Magnocaricion*, w tym: *Caricetum gracilis* oraz *Caricetum distichae* oraz szuwarami pałkowymi *Typhetum angustifolia* i *Typhetum latifoliae*, które wzdłuż wschodniej granicy badanego terenu zajmują powierzchnię 0,2 ha. W obniżeniu terenowym z niewielkim ciekiem wodnym, który niegdyś stanowił jeden z dopływów rzeki Białej, występują asocjacje

rzędu *Convolvuletalia sepium*, zwane zbiorowiskami welonowymi, w tym: *Calystegio-Angelicetum archangelicae litoralis*, *Urtico-Calystegietum sepium* i *Calystegio-Epilobietum hirsuti*. W południowej części obszaru badań, zbiorowiska nitrofilnych pnączy i ziół wchodzą w kontakt przestrzenny z fragmentami nadrzecznego łęgu wierzbowego *Salicetum albo-fragilis* (Ryc. 13.2).




**Ryc. 13.2.** Zróżnicowanie zbiorowisk roślinnych w rejonie ul. Sitarskiej w Białymstoku. Wykonane w programie ArcGIS na podkładzie ortofotomapy z Miejskiego Systemu Informacji Przestrzennej (MSIP) Białegostoku

Zasięg piasków i mułków

Źródło: Morawski W., Szczegółowa Mapa Geologiczna Polski (SMGP) w skali 1:50 000, arkusz Białystok, PIG.

Wśród zbiorowisk łąkowych klasy *Molinio-Arrhenatheretea*, największy udział powierzchniowy (9,8%) ma zbiorowisko z dominującym śmiałkiem darniowym *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv., tworzące mozaikę przestrzenną z łąką ostrożeniową *Cirsietum rivulare* oraz łąką wilgotną *Angelico-Cirsietum oleracei*, która w wyniku zaniedbań pielęgnacyjnych, wykazuje przekształcenia w kierunku ziołorośli połąkowych (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Valeriana officinalis* L.) (Ryc. 13.2).

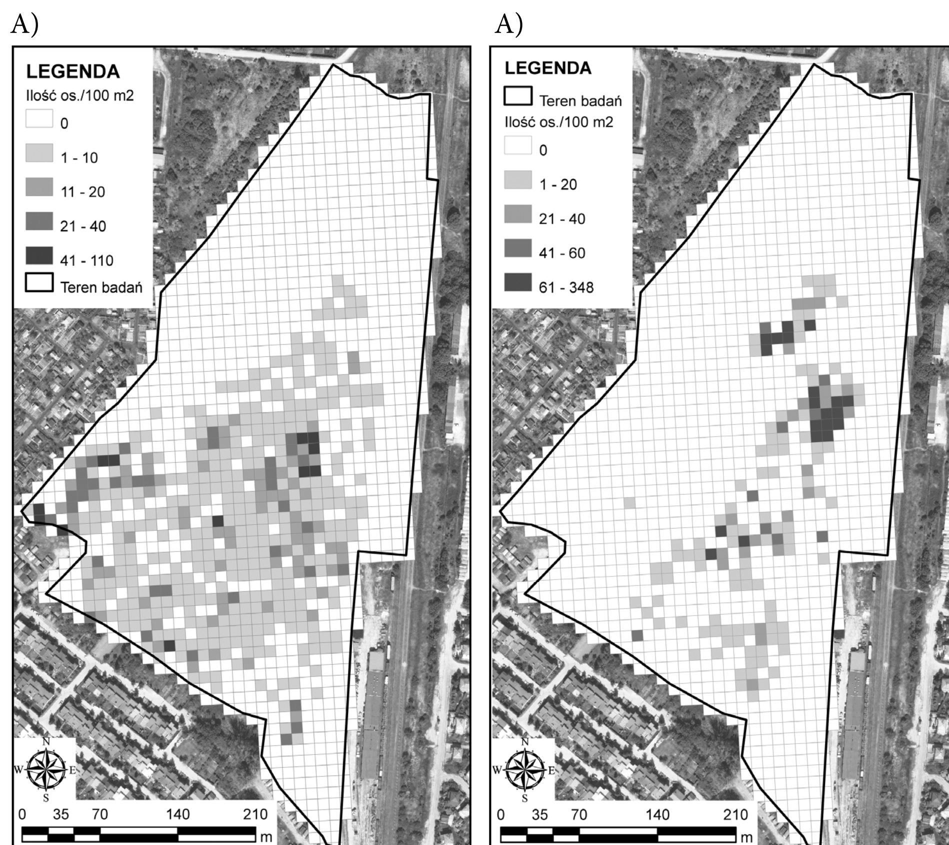
Znaczny udział powierzchniowy (11,7%) charakteryzuje ciepłolubne zbiorowisko okrajkowe klasy *Rhamno-Prunetea* z dominującym głogiem jednoszyjkowym *Crataegus monogyna* Jacq., któremu licznie towarzyszy *Cornus sanguinea* L. i *Corylus avellana* L. Zbiorowisko to rozciąga się na wyższych partiach terenu, wzdłuż północno-zachodniej granicy obszaru badań. Zbocza nasypu kolejowego zajmują płaty łęgu *Salicetum pentandro-cinereae* ze znacznym udziałem *Salix pentandra* L., *Salix cinerea* L., *Acer negundo* L. i *Crataegus monogyna*. Na nasypie kolejowym, zbiorowiskiem dominującym jest zespół bylicy pospolitej i wrotycza pospolitego *Artemisio-Tanacetetum*.

### **13.4.2.** Zmienność florystyczna śródmiejskiej strefy Białegostoku

Na terenie doliny Białej w śródmieściu Białegostoku stwierdzono występowanie 12. gatunków przyrodniczo cennych (Dz.U. 2004 Nr 168, poz. 1764) – 8. objętych ochroną ścisłą (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Dactylorhiza incarnata* × *maculata*, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Ophioglossum vulgatum* L., *Ornithogalum umbellatum* L., *Angelica archangelica* L. ssp. *litoralis* (Fr.) Thell.) oraz 4. podlegających ochronie częściowej (*Viburnum opulus* L., *Ribes nigrum* L., *Frangula alnus* Mill., *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr). Wśród wymienionych, 3 taksony (*Dactylorhiza maculata*, *Epipactis palustris*, *Ophioglossum vulgatum*) znajdują się na Czerwonej Liście Roślin i Grzybów Polski (Zarzycki, Mirek 2006).

Spośród taksonów chronionych, najliczniejszą populację stanowią storczyki. Największą liczbę osobników stwierdzono w populacji kruszczyka błotnego *Epipactis palustris* (4372 osobniki) oraz wśród rodzaju *Dactylorhiza* (4116 osobników). Rodzaj *Dactylorhiza* reprezentują 3 gatunki: kukułka krwista *Dactylorhiza incarnata*, kukułka plamista *Dactylorhiza maculata* oraz gatunek mieszany: *Dactylorhiza incarnata* × *maculata*, który posiada cechy obu gatunków. Osobniki z rodzaju *Dactylorhiza* występują głównie w południowej i centralnej części badanego terenu, gdzie ich liczebność sięga do 110 osobników/100 $m^2$ (Ryc. 13.3A). Gatunki tego rodzaju najliczniej występują w zespole *Cirsietum rivulare* i facji tego zespołu

z *Equisetum palustre* L. oraz w facji zbiorowiska *Deschampsia caespitosa* z *Equisetum palustre*.




**Ryc. 13.3.** Rozmieszczenie osobników *Dactylorhiza* (A) i *Epipactis palustris* (B) w centrum Białegostoku

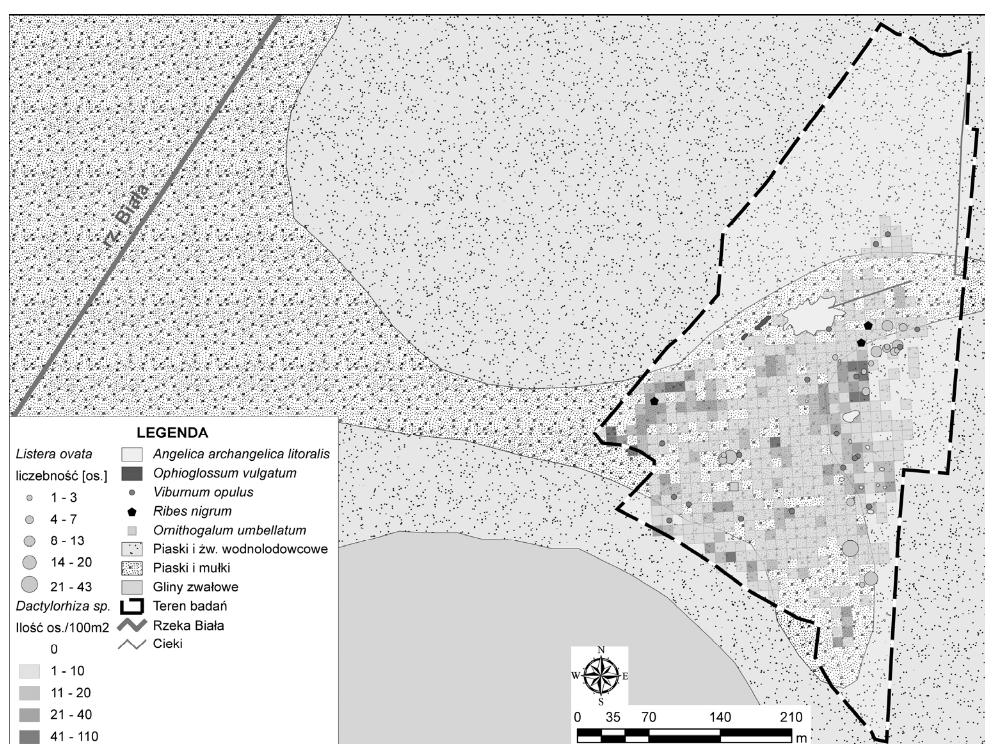
Źródło: badania własne.

Kruszczyk błotny *Epipactis palustris* preferuje nieco wyższe partie badanego terenu, występując najliczniej w zbiorowisku z *Dactylis glomerata*, zlokalizowanym we wschodniej części obszaru badań. Jego liczebność w polu podstawowym kartogramu (100 $m^2$) wynosi do 348. osobników (Ryc. 13.3B).

W zachodniej części inwentaryzowanego obszaru, zlokalizowano liczną populację *Ophioglossum vulgatum* (817. osobników) tworzącą niewielkie powierzchniowe agregacje. Gatunek ten jest charakterystyczny dla zbiorowisk związku *Molinion careulea* (Matuszkiewicz 2008). W Polsce takson ten uważany jest za bardzo rzadki (Jakubska-Busse, Śliwiński 2010). Zidentyfikowano również jedno stanowisko

śniedka baldaszkowatego *Ornithogalum umbellatum* (4 osobniki), rzadko notowanego w Polsce północno-wschodniej.

Analizując rozkład przestrzenny gatunków chronionych na tle uwarunkowań geologicznych analizowanego terenu, stwierdzono, że większość stanowisk występuje w obrębie żyznych piasków i mułków doliny rzecznej, otoczonych piaskami i żwirami wodnolodowcowymi. Wskazuje to na powiązanie utworów geologicznych badanego terenu z doliną rzeki Białej (Ryc. 13.4). Uwarunkowania hipsometryczne wykazują również istotne korelacje badanego fragmentu cieku wodnego z istniejącym korytem rzecznym Białej.




**Ryc. 13.4.** Mapa rozmieszczenia gatunków chronionych zidentyfikowanych w rejonie ul. Sitarskiej w Białymstoku na tle uwarunkowań geologicznych

Źródło: Morawski W., Szczegółowa Mapa Geologiczna Polski (SMGP) w skali 1:50 000, arkusz Białystok, PIG.

## **13.5.** Dyskusja wyników

Badania wykazały obecność cennych siedlisk przyrodniczych i licznych stanowisk chronionych gatunków roślin w śródmiejskiej strefie Białegostoku, co świadczy o szczególnej wartości przyrodniczej i różnorodności biologicznej tego obszaru. Przekształcenia antropogeniczne i zaniechanie użytkowania tego terenu w ostatnich latach, znajdują odzwierciedlenie w zmienności fitosocjologicznej badanych zbiorowisk roślinnych oraz w ich różnorodności florystycznej. Na podstawie uwarunkowań geologicznych stwierdzono, że jednostką potencjalnej roślinności, na znacznej części badanego terenu, jest niżowy łęg jesionowo-olszowy *Fraxino-Alnetum* W. Mat. 1952. Jak wynika z ortofotomapy z 1976 roku (Miejski System Informacji Przestrzennej Białegostoku), w latach 70. XX wieku na terenach tych rozwijało się osadnictwo wiejskie (wieś Białostoczek), a dominującą formą użytkowania było rolnictwo. Działalności tej zaprzestano, co spowodowało wkraczanie zakrzewień, zadrzewień głogowych i wierzbowych. Obecnie, zagrożeniem dla badanych zbiorowisk roślinnych i flory jest sukcesja wtórna rekreatywna roślinności drzewiastej i krzewiastej. Potwierdzają to również badania innych autów (Faliński 1986; Kucharski 1999; Matysiak, Dembek 2006).

Proces ten jest zagrożeniem dla licznych gatunków chronionych, charakterystycznych dla zbiorowisk łąkowych, występujących na analizowanym terenie. Odnotowano wiele stanowisk gatunków rodzaju *Dactylorhiza* i innych z rodziny storczykowatych *Orchidaceae* występujących w fitocenozach z dominującym skrzypem błotnym *Equisetum palustre*. Rozwój roślinności zarośli głogu jednoszyjkowego *Crataegus monogyna* oraz wierzby szarej *Salix cinerea*, już obecnie wpływa niekorzystnie na populacje chronionych i zagrożonych gatunków. Niezbędnym i wskazanym zabiegiem ochronnym jest koszenie i odkrzaczanie tego terenu (Kotowski 2002; Łaska 2009; Pawlaczyk, Jermaczek 2009). Efektem braku zabiegów pielęgnacyjnych jest również pojawienie się płatów roślinnych zdominowanych przez inwazyjne kenofity północnoamerykańskie, między innymi *Solidago canadensis* L. Zbiorowisko nawłoci kanadyjskiej rozprzestrzenia się szybko, zajmuje coraz większe areały i wypiera inne asocjacje: szuwarowe, trawiaste, czy zbiorowiska welonowe z *Calystegia sepium*, które wykształcają się w wyniku zaniechania użytkowania gospodarczego łąk (Łaska 2012).

W badaniach śródmiejskiej strefy Białegostoku, stwierdzono obecność cennych siedlisk przyrodniczych Natura 2000 i licznych stanowisk chronionych gatunków roślin, co świadczy o szczególnej wartości przyrodniczo-krajobrazowej tego

obszaru. W tym wypadku, należy podjąć wszelkie działania ochronne, aby zachować funkcje biologiczne, estetyczne i krajobrazowe badanego terenu.

## Literatura


Dyrektywa Rady 92/43/EWG z dnia 21 maja 1992 r. w sprawie ochrony siedlisk przyrodniczych dzikiej fauny i flory.

Dzwonko Z. 2008. Przewodnik do badań fitosocjologicznych. Sorus, Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Poznań-Kraków.

Gamrat R., Burczyk P. 2007. Zbiorowiska roślinne doliny Warty na odcinku Santok-Stare Polichno. Woda Środ. Obsz. Wiej., 7, 2a (20): 127-136.

Faliński J. B. 1986. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. Wiadomości Botaniczne, 30(1): 25-50.

Jakubska-Busse A., Śliwiński M. 2010. New locality of *Ophioglossum vulgatum* L. (*Ophioglossaceae*) in Lower Silesia. Acta Botanica Silesiaca, 5: 107-110.

Kotowski W. 2002. Wartości przyrodnicze fitocenoz siedlisk rolniczych w dolinach rzecznych. [W:] Dembek W. (red.). Aktualne problemy ochrony mokradeł: walory przyrodnicze mokradeł a ich rolnicze użytkowanie. IMUZ, Falenty.

Kozłowska T. 2005. Zmiany zbiorowisk łąkowych na tle różnicowania się warunków siedliskowych w charakterystycznych obszarach dolin rzecznych Polski Centralnej. IMUZ, Falenty.

Kryszak A., Kryszak J., Klarzyńska A. 2007. Walory przyrodniczo-użytkowe łąk doliny Środkowej Mogilnicy. Acta Sci. Pol., Agricultura, 6(4): 15-24.

Kucharski L. 1999. Szata roślinna łąk Polski Środkowej i jej zmiany w XX stuleciu. Uniwersytet Łódzki, Łódź.

Kupiec M., Pieńkowski P. 2010. Sukcesja zadrzewień i zakrzewień w obrębie parku krajobrazowego i parku narodowego Doliny Dolnej Odry. Problemy Ekologii Krajobrazu, 26: 223-229.

Kwiatkowski W., Gajko K. 2011. Ekofizjografia Białegostoku. Departament Ochrony Środowiska i Gospodarki Komunalnej Urzędu Miejskiego w Białymstoku.

Łaska G. 2009. Zbiorowiska roślinne siedlisk mokradłowych w dolinie Płoski – ocena aktualnego stanu w zależności od różnych form użytkowania. Woda Środ. Obsz. Wiej., 9, 4 (28): 141-162.

Łaska G. 2012. Różnorodność i walory przyrodnicze zbiorowisk mokradłowych w dolinie Białej, w centrum Białegostoku. Inżynieria Ekologiczna, 29: 87-98.

Matuszkiewicz W. 2008. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wyd. PWN, Warszawa.

Matysiak A., Dembek W. 2006. Różnorodność florystyczna zbiorowisk roślinnych na wybranych terenach porolnych Kampinowskiego Parku Narodowego. Woda Środ. Obsz. Wiej., 6, 2 (18): 231-254.

Medyńska-Gulij B. 2012. Kartografia i geowizualizacja. PWN, Warszawa.

Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 2002. Flowering Plants and Pteridophytes of Poland. A Checklist. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Morawski W. Szczegółowa Mapa Geologiczna Polski w skali 1:50 000, arkusz Białystok, Państwowy Instytut Geologiczny.

Ochyra R., Żarnowiec J., Bednarek-Ochyra H. 2003. Cenzus catalogue of Polish mosses. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Ortofotomapa Białegostoku z roku 1976, 1996 i 2011. Miejski System Informacji Przestrzennej Białegostoku.

Pasłowski J., Korycka-Skorupa J., Nowacki T., Opach T. 2012. Choropleth maps and diagram maps in atlas of cartographic presentation methods. Miscellanea Geographica – Regional Studies on Development, 16(1): 49-56.

Pawlaczyk P., Jermaczek A. 2009. Poradnik lokalnej ochrony przyrody. Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin.

Sokołowski A. W. 2006. Przyroda województwa podlaskiego i jej ochrona. Łomżyńskie Towarzystwo Naukowe im. Wagów. Łomża.

Sukopp H. 2004. Human-caused impact on preserved vegetation. Landscape and Urban Planning, 68: 347-355.

Wysocki Cz. 2008. Miasto jako specyficzne środowisko życia roślinności. Nauka Przyr. Technol., 2(4): 1-10.

Uchwała Rady Miejskiej Białegostoku nr XXXI/331/04 z dnia 25 października 2004 roku

Wołkowycki D. 1999. Materiały do flory roślin naczyniowych Białegostoku i okolic. Zeszyty Naukowe Politechniki Białostockiej. Inżynieria Środowiska, 11: 49-59.

Zarzycki K., Mirek Z. 2006. Red list of plants and fungi in Poland. Czerwona lista roślin i grzybów Polski. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków.

Zimny H. 2005. Ekologia miasta. Akademia Rolnicza, Warszawa.

# 14 Zastosowanie fitoindykacji i technik GIS w ocenie wybranych elementów środowiska przyrodniczego w centrum Białegostoku

Grażyna **Łaska** / Łukasz **Kolendo**

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul. Wiejska 45A, 15-351 Białystok
e-mail: g.laska@pb.edu.pl

## Streszczenie

W zmieniających się warunkach środowiska przyrodniczego, konieczna jest analiza tych jego komponentów, które posiadają zdolność szybkiej reakcji na zachodzące zmiany. Elementem takim jest szata roślinna, której przemiany możemy śledzić na różnych poziomach hierarchicznej struktury roślinności. Celem pracy jest analiza wybranych elementów środowiska przyrodniczego w dolinie rzeki Białej, w centrum Białegostoku, z wykorzystaniem metod fitoindykacji i technik GIS.

Przedmiotem badań jest fragment nieużytkowanych i niekoszonych łąk w dolinie rzeki Białej, w centrum Białegostoku, podlegających silnym przeobrażeniom przestrzenno-czasowym. W analizie wykorzystano zdjęcia fitosocjologiczne wykonane w 2012 i 2013 roku. Ocenę warunków wybranych elementów środowiska przyrodniczego prowadzono z wykorzystaniem gatunków roślin naczyniowych runa, będących podstawą wskaźników geobotanicznych. Do ich obliczenia wykorzystano liczby ekologiczne Ellenberga i in. (1991) uwzględniając 5 elementów środowiska: dwa klimatyczne (światło – L, temperatura – T) oraz trzy edaficzne (wilgotność gleby – F, zaopatrzenie w azot – N i odczyn gleby – R). Oprogramowanie GIS zastosowano do utworzenia rastrowych warstw rozkładu przestrzennego stosowanych wskaźników, w drodze interpolacji punktowych danych, opisujących średnie wartości badanych cech środowiska. Jako współzmienne w prowadzonych analizach przyjęto zróżnicowanie geologiczne i hipsometryczne badanego terenu.

Doliny rzeczne charakteryzują się dynamiczną strukturą krajobrazu w zależności od warunków fizjograficznych, przebiegu procesów hydrologicznych i przemian antropogenicznych, w następstwie zmian w sposobie użytkowania. Niniejsze badania stanowią podstawę do określenia zakresu i sposobu użytkowania oraz wskazania kierunków ochrony cennych zasobów przyrody w dynamicznie zmieniającym się środowisku miejskim.

**Słowa kluczowe**: liczby ekologiczne Ellenberga, interpolacja, ArcGIS, SAGA GIS

## **14.1.** Wstęp

Położenie geograficzne, warunki wilgotnościowe i termiczne, dostępność substancji mineralnych oraz sposób użytkowania – to główne czynniki wpływające na strukturę i podstawowe procesy zachodzące w ekosystemach, w tym na produkcję i dystrybucję materii organicznej (Solon 2005). Do komponentów najsilniej zależnych od warunków środowiska przyrodniczego, należy – obok świata zwierzęcego i gleby – szata roślinna. Dynamiczne zmiany tych czynników mogą prowadzić do niekorzystnych zmian w strukturze roślinności i jej ubożenia. Zmieniające się warunki siedliskowe, w wyniku oddziaływania procesów naturalnych i antropogenicznych, wymuszają poszukiwanie prostych w implementacji miar i wskaźników ich oceny w celu monitorowania stanu i podjęcia odpowiednich działań ochronnych cennych obiektów przyrodniczych (Roo-Zielińska i in. 2007). W świetle tych wymagań godnymi uwagi stają się indykacyjne możliwości szaty roślinnej.

W procesie identyfikacji stanu i zmian środowiska przyrodniczego najczęściej wykorzystywane są gatunki roślin naczyniowych runa (Żyszkowska 2007; Affek-Starczewska, Skrzyczyńska 2008; Myśliwy 2010; Szydłowska 2010; Zarzycki i in. 2011; Kiryluk 2012; Solon i in. 2012), ich populacje, zbiorowiska roślinne, będące podstawą wskaźników geobotanicznych (Roo-Zielińska i in. 2007; Sienkiewicz 2010). W praktyce, u podstaw opracowań fitoindykacyjnych, znajdują się listy ekologicznych liczb wskaźnikowych, zawierające zestawienia gatunków roślin z liczbami wyrażającymi reakcję na określony czynnik siedliskowy. Ekologiczne liczby wskaźnikowe były szeroko wykorzystywane w badaniach siedliskowych przez wielu autorów (McCollin i in. 2000; Roo-Zielińska 2004; Godefroid, Dana 2007; Seidling, Fisher 2008).

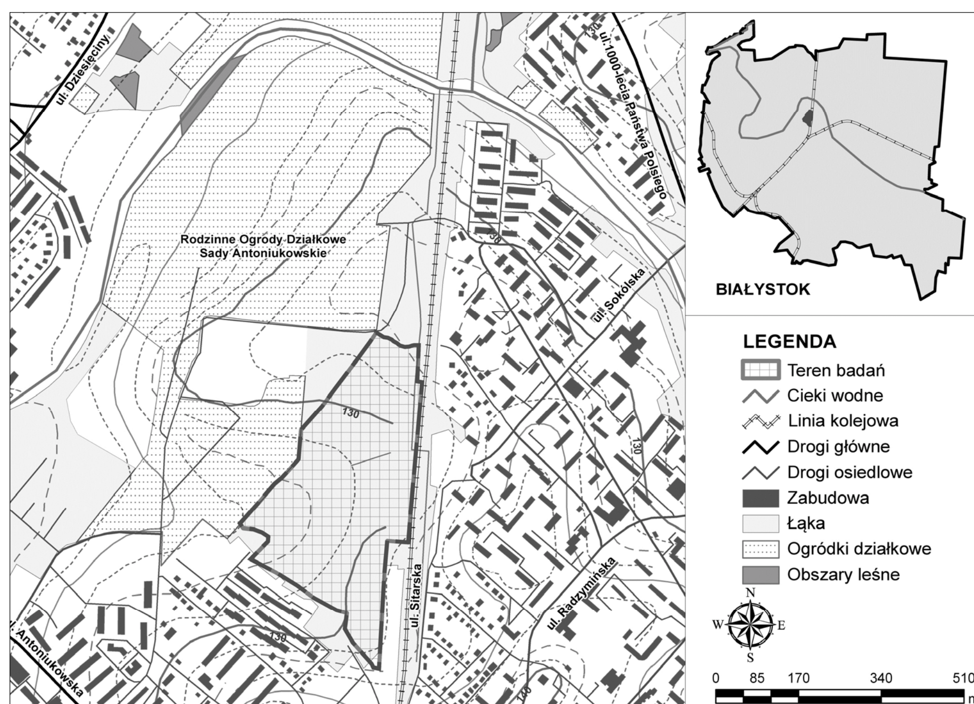
Postęp cywilizacyjny oraz rozwój technologii komputerowych dostarcza nowych i skutecznych narzędzi analitycznych, stanowiących wsparcie w tradycyjnych badaniach fitosocjologicznych. Jednym z nich są Systemy Informacji Geograficznej (GIS), rozumiane jako zestaw narzędzi do gromadzenia, zarządzania, analizy oraz prezentacji danych przestrzennie odniesionych do powierzchni Ziemi (Kistowski, Iwańska 1997; Magnuszewski 1999; Neteler, Mitasova 2008; Medyńska-Gulij 2012; Kolendo M., Kolendo Ł. 2013).

Celem pracy jest ocena wybranych elementów środowiska przyrodniczego w centrum Białegostoku, wybraną metodą jest fitoindykacja wspomagana technikami GIS.

## 14.2. Teren badań

Badania prowadzono w strefie śródmiejskiej Białegostoku, który jest największym miastem północno-wschodniej Polski i stolicą województwa podlaskiego. Białystok zajmuje centralne położenie w stosunku do wielu znaczących prawnych form ochrony przyrody, m.in. Parku Krajobrazowego Puszczy Knyszyńskiej, Narwiańskiego Parku Narodowego. Do obszarowych prawnych form ochrony przyrody w Białymstoku należą rezerwaty Antoniuk i Las Zwierzyniecki (stanowią one 1% powierzchni miasta) (Sokołowski 2006).

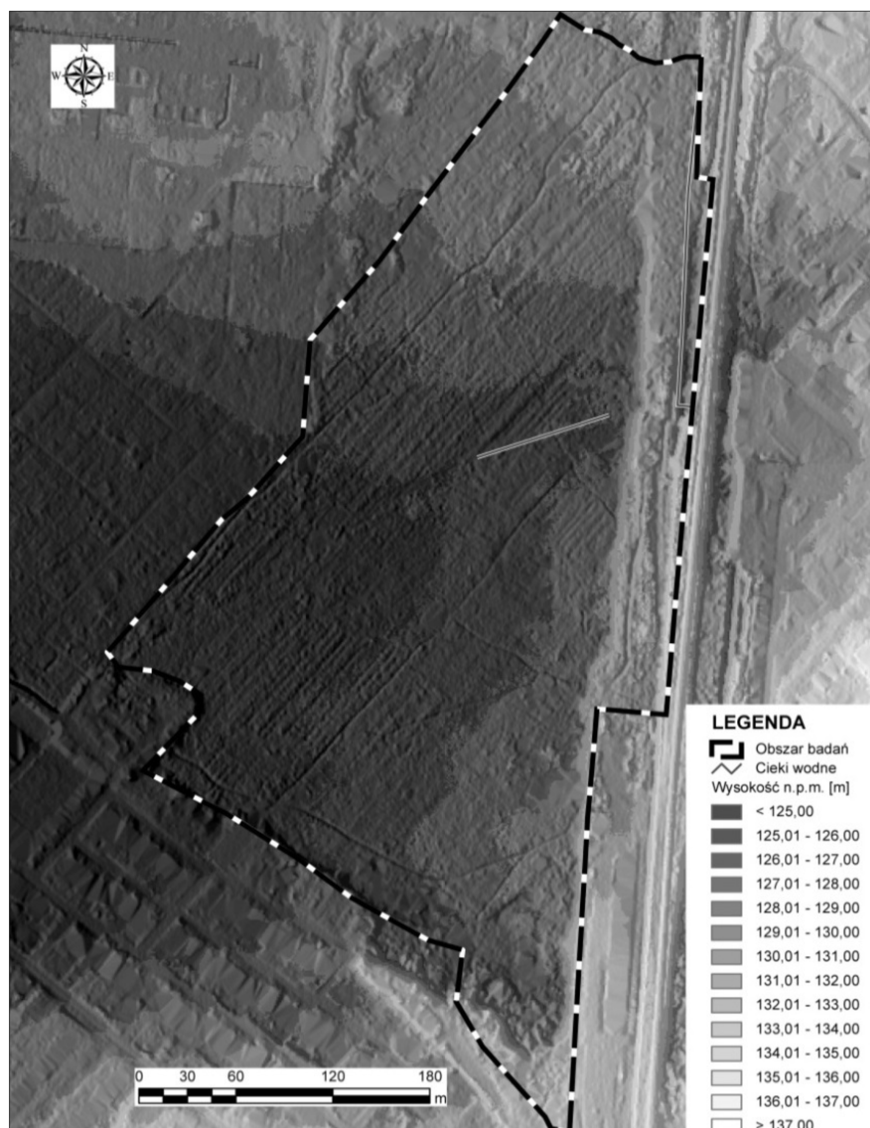
Obiekt badań stanowią fragmenty nieużytkowanych i niekoszonych łąk, zlokalizowane w centralnej części miasta, pomiędzy linią kolejową relacji Białystok-Sokółka a Rodzinnymi Ogrodami Działkowymi „Sady Antoniukowskie". Analizowany teren zajmuje powierzchnię 13,40 ha i położony jest w obrębie doliny rzeki Białej, której fragmenty stanowią ważny element systemu przyrodniczego miasta jako miejskie wyspy zieleni (Ryc. 14.1).




**Ryc. 14.1.** Lokalizacja terenu badań na tle uwarunkowań topograficznych i granic Białegostoku

Źródło: Arkusz mapy topograficznej N-34-107-C-b-1 w skali 1: 10 000

Zgodnie z podziałem administracyjnym Białegostoku, obszar badań mieści się w granicach osiedla Antoniuk i zlokalizowany jest przy jego wschodniej granicy z osiedlem Białostoczek (Uchwała Rady Miejskiej nr XXXI/331/04 z dnia 25 października 2004 roku). Badane fragmenty łąk zajmują siedliska zbudowane z piasków i mułków rzecznych oraz z piasków i żwirów równiny wodnolodowcowej, na wysokości w przedziale 125-136 m n.p.m. (Kwiatkowski, Gajko 2011) (Ryc. 14.2).




**Ryc. 14.2.** Uwarunkowania hipsometryczne badanego obszaru – śródmiejskiej strefy Białegostoku

Źródło: Numeryczne dane wysokościowe w formacie ASCII (XYZ), CODGiK, Warszawa.

## 14.3. Materiały i metody

Na metodykę badań składają się terenowe badania fitosocjologiczne, techniki GIS oraz system globalnego pozycjonowania GPS. Badania terenowe prowadzono w sierpniu 2012 roku oraz w okresie od kwietnia do lipca 2013 roku, podczas których wykonano 114 zdjęć fitosocjologicznych z wykorzystaniem 6-stopniowej skali ilościowości Braun-Blanqueta. Nazwy gatunków naczyniowych runa przyjęto za Mirkiem i in. (2002), a nazwy mszaków za Ochyrą (2003). System GPS wykorzystano w celu określenia pozycji punktów badawczych w terenie.

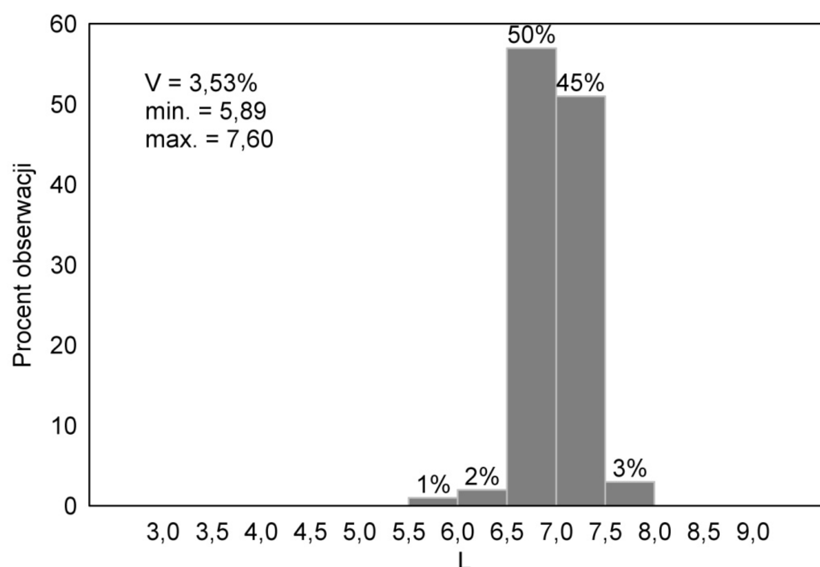
Oceny wybranych warunków środowiska przyrodniczego dokonano na podstawie liczb wskaźnikowych Ellenberga i in. (1991) z wykorzystaniem 5 elementów środowiska: dwóch klimatycznych (światło – L, temperatura – T) oraz trzech edaficznych (wilgotność gleby – F, zaopatrzenie w azot – N i odczyn gleby – R). Średnie wartości poszczególnych wskaźników obliczono dla każdego ze 114 punktów badawczych (miejsc wykonywania zdjęć fitosocjologicznych) metodą średniej ważonej z uwzględnieniem pokrycia.

Oprogramowanie z zakresu GIS (ArcGIS ESRI ver. 10, SAGA GIS ver. 2.0.8) wykorzystano do utworzenia rastrowych map zróżnicowania przestrzennego badanego terenu, ze względu na poszczególne cechy środowiska przyrodniczego. W tym celu warstwę punktów badawczych opisano atrybutami traktującymi o średnich wartościach stosowanych wskaźników. W analizie wykorzystano również informacje z cyfrowego modelu wysokościowego (CMW), zbudowanego na bazie rzędnych wysokościowych pochodzących z Centralnego Ośrodka Dokumentacji Geodezyjnej i Kartograficznej w Warszawie. Informacje o wysokości bezwzględnej przypisano punktom badawczym w drodze ekstrakcji wartości z rastrowego modelu wysokościowego i zapisano jako jeden z atrybutów warstwy. Rastrowe mapy rozkładu przestrzennego stosowanych wskaźników wykonano z wykorzystaniem modułu interpolacji programu SAGA GIS – Ordinary Kriging.

Oprogramowanie statystyczne Statistica ver. 10 wykorzystano do utworzenia histogramów procentowego udziału obserwacji w poszczególnych przedziałach stosowanych wskaźników oraz w analizach korelacji rozkładu cech środowiska z wysokością bezwzględną.

## **14.4.** Wyniki

Warunki siedliskowe w strefie śródmiejskiej Białegostoku wykazują zróżnicowanie w zależności od położenia, wysokości bezwzględnej i wykształconego zbiorowiska roślinnego. Na badanym terenie wskaźnik świetlny (L) charakteryzuje się niewielkim zróżnicowaniem (współczynnik zmienności V=3,53%) i kształtuje się w przedziale od 5,89 do 7,60. Skrajne wartości tego wskaźnika wskazują na obecność w strefie śródmiejskiej Białegostoku gatunków o preferencjach świetlnych od półcienia do półświatła. Zbiorowiska roślinne tego obszaru rozwijają się warunkach wskaźnika światła od 6,5 do 7,5, z czego 50% z nich preferuje wartości w przedziale od 6,5 do 7,0 (Ryc. 14.3).

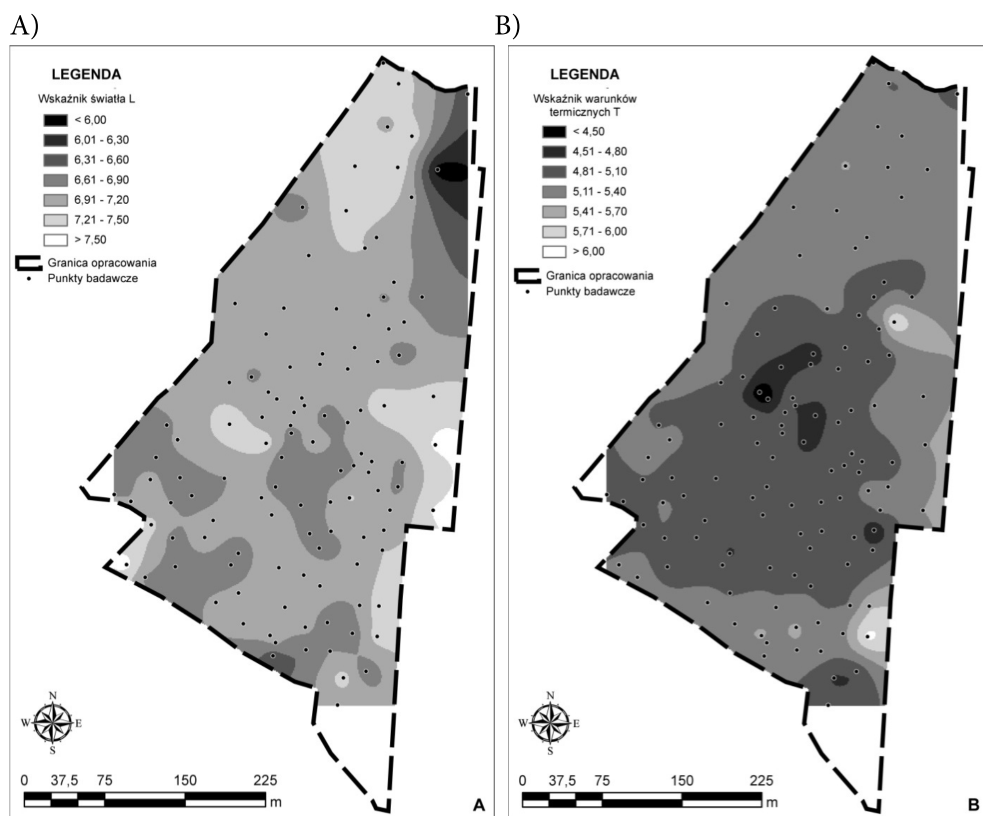



**Ryc. 14.3.** Zróżnicowanie wartości wskaźnika świetlnego (L) gatunków budujących skład florystyczny badanych zbiorowisk roślinnych w śródmiejskiej strefie Białegostoku

Źródło: badania własne.

Analiza przestrzennego zróżnicowania wskaźnika światła wykazała, że najbardziej światłolubne gatunki lokują się głównie we wschodniej części badanego terenu, na nasypie kolejowym, i w części centralnej (Ryc. 14.4A). Są to gatunki roślin zespołu *Artemisio-Tanacetetum* Br.-Bl. 1931 corr. 1949 i szuwaru *Caricetum distichae* (Nowiński 1928) Jonas 1933. Decyduje o tym szczególnie dominacja *Tanacetetum vulgare* L., *Achillea millefolium* L. i *Bromus inermis* Leyss., preferujących sta-

nowiska dobrze nasłonecznione (8). Najmniejsze wartości omawianego wskaźnika odnotowano w zbiorowiskach zaroślowych *Salicetum pentandro-cinereae* (Almq. 1929) Pass. 1961 i w płatach nadrzecznego łęgu wierzbowego *Salicetum albo-fragilis* R. Tx. 1955. Uwarukowane jest to występowaniem gatunków tolerujących mniejsze nasłonecznienie – *Equisetum sylvaticum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (3 – cieniste).



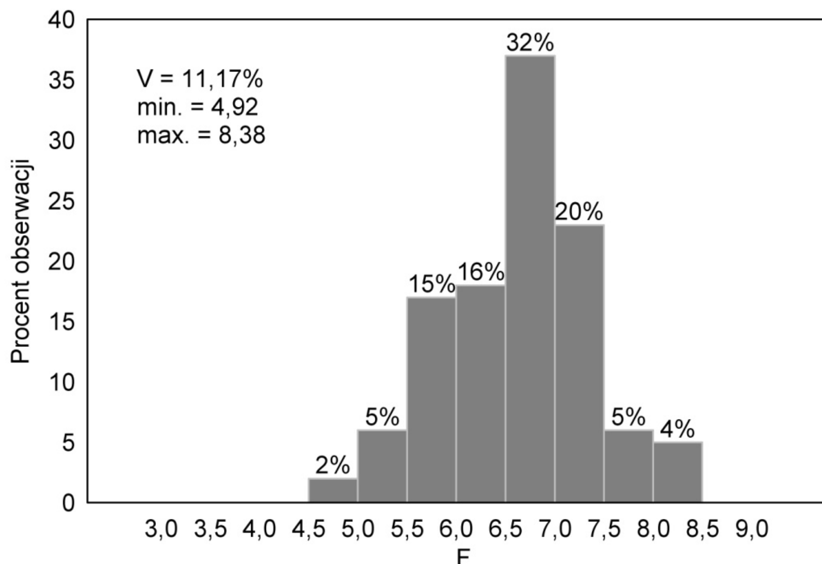

**Ryc. 14.4.** Rozkład przestrzenny wskaźnika świetlnego (A) i wskaźnika temperatury (B) w śródmiejskiej strefie Białegostoku

Źródło: badania własne.

Obliczone dla 114 punktów badawczych wartości wskaźnika termicznego (T) wykazują również niewielkie zróżnicowanie (współczynnik zmienności V=4,84%). Minimalna jego wartość wynosi 4,27 i reprezentuje siedliska chłodne do umiarkowanie ciepłych. Wykształciły się na nich przede wszystkim zbiorowiska hydrogeniczne, zlokalizowane w centralnej części obszaru badań – szuwar turzycy zao-

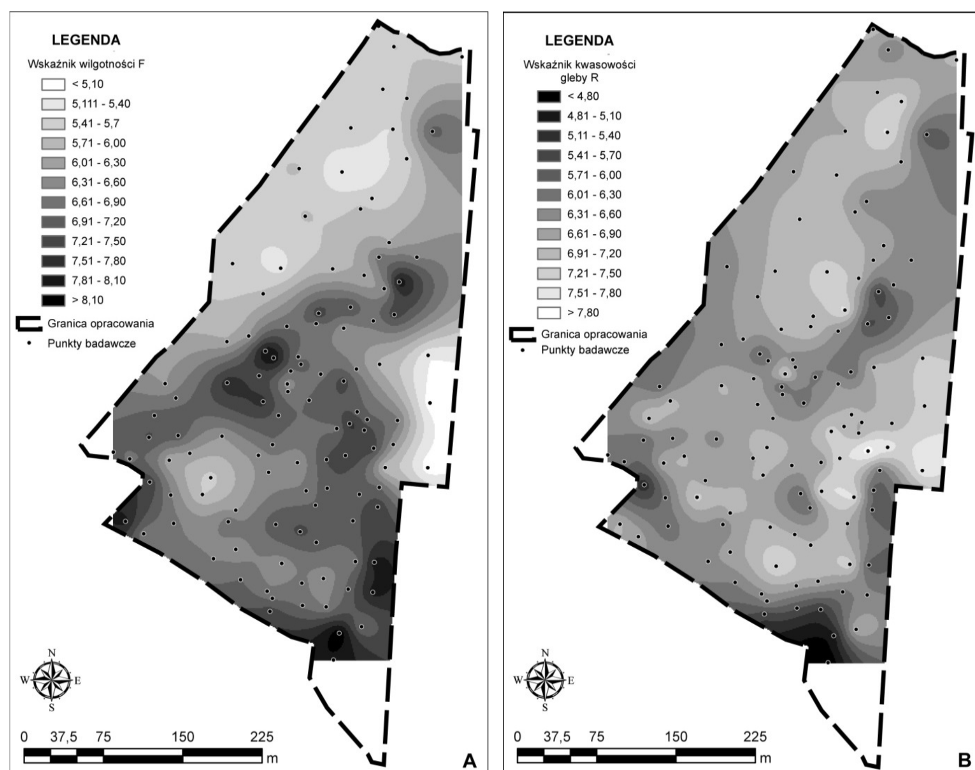
strzonej *Caricetum gracilis* (Graebn. et Hueck 1931) R. Tx. 1937 oraz zbiorowisko pnączy i ziół *Calystegio-Angelicetum archangelicae litoralis* Pass. (1957)1959 (Ryc. 14.4B). Dominanci składu florystycznego tych zbiorowisk, *Carex gracilis* Curtis i *Angelica archangelica* L. *ssp. litoralis* (Fr.) Thell, osiągają liczbę wskaźnika termicznego 4. Wartość maksymalną (6,10) stwierdzono w zbiorowiskach szuwarów pałkowych (*Typhetum angustifoliae* (Allorge 1922) Soó 1927 i *T. latifoliae* Soó 1927). Są to siedliska od umiarkowanie ciepłych do ciepłych.

Warunki edaficzne na badanym terenie wskazują na większe zróżnicowanie przestrzenne w stosunku do cech klimatycznych. Wskaźnik wilgotności gleby waha się od F=4,92 (siedliska świeże) do F=8,38 (siedliska wilgotne). Zbiorowiska roślinne najczęściej preferują siedliska średnio wilgotne o wartości F pomiędzy 6,5 i 7,0 (32%) (Ryc. 14.5). Największymi wartościami wskaźnika wilgotności podłoża (F) cechują się zbiorowiska szuwarowe z klasy *Phragmitetea* (R. Tx. et Prsg 1942), w tym zespoły *Caricetum gracilis* i *Caricetum rostratae* (Rubel 1912) (Ryc. 14.6A). Wśród gatunków roślin składu florystycznego badanych zbiorowisk największą wartość (10 – zmiennowodne) stwierdzono dla *Carex rostrata* Stokes, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Typha angustifolia* L. i *T. latifolia* L.




**Ryc. 14.5.** Zróżnicowanie wartości wskaźnika wilgotności gleby (F) gatunków budujących skład florystyczny badanych zbiorowisk roślinnych w śródmiejskiej strefie Białegostoku

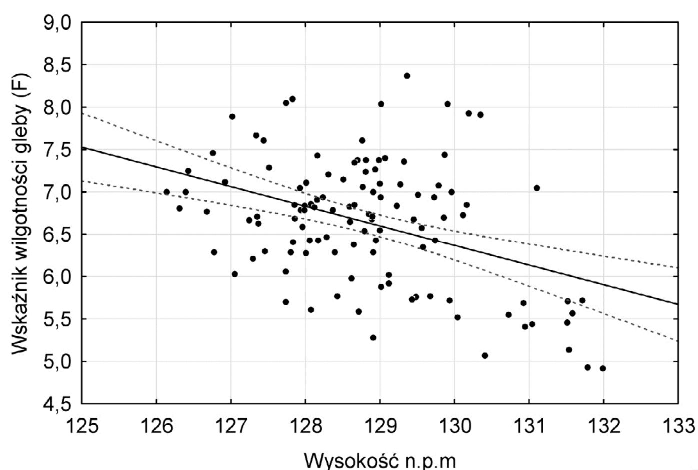
Źródło: badania własne.




**Ryc. 14.6.** Rozkład przestrzenny wskaźnika wilgotności gleby (A) i wskaźnika odczynu gleby (B) w śródmiejskiej strefie Białegostoku

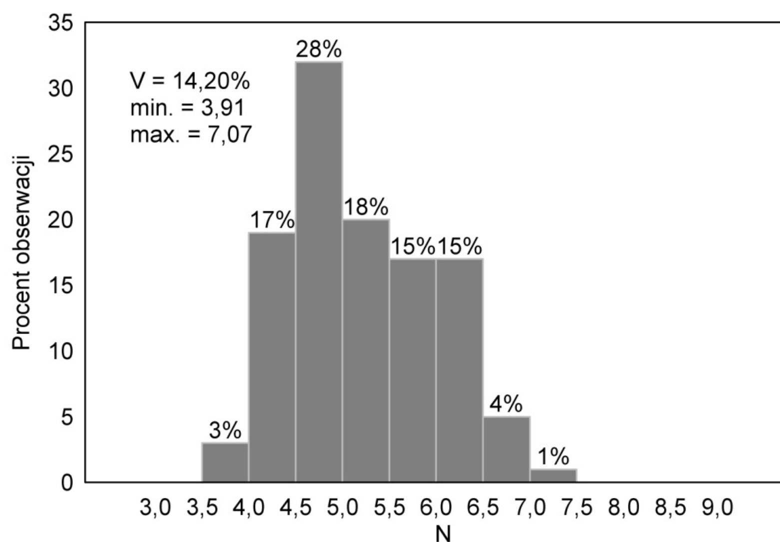
Najmniejsze wartości wskaźnika wilgotności (F) określono dla fitocenoz zespołu *Artemisio-Tanacetetum* zlokalizowanego na nasypie kolejowym, we wschodniej części badanego terenu (Ryc. 14.6A). Przestrzenne zróżnicowanie wskaźnika wilgotności podłoża jest skorelowane z warunkami hipsometrycznymi badanego terenu (współczynnik korelacji r=-0,40) (Ryc. 14.7).

Wartość wskaźnika odczynu gleby (R) jest zróżnicowana w zakresie od 4,53 do 8,00 (współczynnik zmienności V=8,93%). Skrajne wartości omawianego wskaźnika wskazują na obecność na badanym terenie siedlisk o odczynie od umiarkowanie kwaśnego do zasadowego. Najmniejsze wartości wskaźnika odczynu (R) stwierdzono dla zespołu sitowia leśnego *Scirpetum silvatici* (Ralski 1931) i szuwaru z turzycą dzióbkowatą *Caricetum rostratae*, położonych w południowej części badanego terenu (Ryc. 14.6B). Wśród zidentyfikowanych gatunków roślin naczyniowych preferencjami w kierunku podłoża kwaśnego odznaczają się *Carex nigra* Reichard, *Carex rostrata* i *Juncus effusus* L. (R=3).




**Ryc. 14.7.** Zależność istotna statystycznie wskaźnika wilgotności (F) i wysokości n.p.m. w badanym obszarze śródmiejskiej strefy Białegostoku

Źródło: badania własne.




**Ryc. 14.8.** Zróżnicowanie wskaźnika zawartości azotu w glebie (N) określone dla gatunków budujących skład florystyczny badanych zbiorowisk roślinnych w śródmiejskiej strefie Białegostoku

Źródło: badania własne.

Wskaźnikiem charakteryzującym się największym zróżnicowaniem spośród analizowanych, jest wskaźnik zawartości azotu w glebie (N) (współczynnik zmienności V=14,20%). Blisko jedna trzecia (28%) zbiorowisk roślinnych reprezentuje

wskaźnik N na poziomie od 4,5 do 5,0. Minimalna jego wartość (N=3,91) reprezentuje siedliska od mało do umiarkowanie zasobnych w azot. Występują one głównie w południowej części obszaru badań, w obrębie zbiorowiska z *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv. i asocjacji *Angelico-Cirsietum oleracei* R. Tx. 1937 em. Oberd. 1967. Maksymalna wartość wskaźnika zawartości azotu w glebie (N=7,07) charakteryzuje siedliska zasobne w azot. Na badanym terenie wśród gatunków preferujących siedliska zasobne w azot stwierdzono *Aegopodium podagraria* L., *Calystegia sepium* (L.) R.Br., *Epilobium hirsutum* L., *Urtica dioica* L. i *Galium aparine* L.

## **14.5.** Dyskusja wyników

Prowadzone badania wskazują na obecność żyznych siedlisk, o korzystnych stosunkach wodnych i zasadowym odczynie gleby. Odnotowano mniejsze zróżnicowanie przestrzenne wskaźników klimatycznych (światła – L i termicznego – T) w stosunku do wskaźników glebowych (wilgotności gleby – F, odczynu gleby – R, zawartości azotu w glebie – N). Badania prowadzone przez Zarzyckiego (1997), Żyszkowską (2007) oraz Kryszaka i in. (2008) wskazują na większe zróżnicowanie wskaźników klimatycznych i edaficznych niż w śródmieściu Białegostoku. Decyduje o tym głównie małe zróżnicowanie hipsometryczne badanego terenu (deniwelacja około 11 m) i jego niewielki areał (13,4 ha). Określone za pomocą technik GIS wartości wskaźników ekologicznych składu florystycznego badanych zbiorowisk odpowiadają jednak uwarunkowaniom ekologicznym podawanym przez innych autorów (Matuszkiewicz 2008; Zarzycki i in. 2011). Zespół *Arrhenatheretum elatioris* Br.-Bl. ex Scherr. 1925 jest zbiorowiskiem nizinnym, typowym dla świeżych, żyznych i niezakwaszonych gleb (Zarzycki i in. 2011). Zespół *Scirpetum Silvatci* występuje na lekko kwaśnych glebach (Matuszkiewicz 2008), co również stwierdzono w strefie śródmiejskiej Białegostoku.

W przypadku wskaźnika wilgotności, odnotowano istotną statystycznie zależność warunków wilgotnościowych od wysokości bezwzględnej, która ponadto może wykazywać związek z budową geologiczną badanego obszaru. Niższe partie terenu (większe wartości wskaźnika wilgotności F) zbudowane są z piasków i mułków dolin rzecznych, natomiast wyżej położone powierzchnie utworzone są z przepuszczalnych piasków i żwirów równiny wodnolodowcowej.

Zastosowane wskaźniki geobotaniczne umożliwiły dokonanie oceny wybranych cech środowiska przyrodniczego strefy śródmiejskiej Białegostoku. Wyniki te nie zastąpią gruntowych badań fizykochemicznych, jednak prowadzą do podobnych

wniosków, co potwierdzają badania prowadzone przez Czępińką-Kamińską (2002), Wysockiego i Sikorskiego (2002) oraz Jastrzębską i in. (2007).

Stosowane w pracy podejście metodyczne pozwoliło na kompleksowe rozpoznanie warunków siedliskowych badanego terenu, a integracja procesu analitycznego w GIS w znacznym stopniu umożliwiła eliminację elementów subiektywizmu (Wężyk, Sztremer 2005). Połączenie tradycyjnych badań fitosocjologicznych, wspomaganych metodą GPS i technikami GIS, stanowi skuteczne narzędzie oceny funkcjonowania ekosystemów w świetle zmieniających się warunków środowiska.

## Literatura


Affek-Starczewska A., Skrzyczyńska J. 2008. Charakterystyka siedlisk rolniczych Wysoczyzny Siedleckiej metodą fitoindykacyjną. [W:] Kołwzan B., Grabas K. (red.). Ekotoksykologia w ochronie środowiska. Polskie Zrzeszenie Inżynierów i Techników Sanitarnych, Oddział Dolnośląski.

ArcGIS ESRI ver. 10. Inc. ESRI, Warszawa.

Czępińska-Kamińska D. 2002. Rozpoznanie i ocena wartości zasobów przyrodniczych na podstawie gleb. [W:] Szyszko J., Rylke J., Jeżowski P. (red.). Ocena i wycena zasobów przyrodniczych. Wyd. SGGW, Warszawa.

Ellenberg H., Weber H. Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica, 18: 1-166.

Godefroid S., Dana D. E. 2007. Can Ellenberg's indicator values for Maditerranean plants be used outside their region definition? Journal of Biogeography, 34: 62-68.

Jastrzębska M., Szarejko T., Hołdyński Cz., Jastrzębski P. W. 2007. Assessment of grassland habitats on the Popielno Peninsula by phytoindication methods. Polish Journal of Natural Sciences, 22(4): 557-573.

Kiryluk A. 2012. Ocena uwilgotnienia siedlisk metodą fitoindykacji na zmeliorowanym łąkowym obiekcie pobagiennym Supraśl Górna. Inżynieria Ekologiczna, 29: 66-75.

Kistowski M., Iwańska M. 1997. Systemy informacji geograficznej. Wydawnictwo Naukowe Bogucki, Poznań.

Kolendo M., Kolendo Ł. 2013. Model decyzyjny GIS we wspomaganiu wyboru lokalizacji składowiska odpadów komunalnych (na przykładzie wybranej części powiatu białostockiego). Ekonomia i Środowisko, 2(45): 214-223.

Kryszak A., Kryszak J., Klarzyńska A. 2008. Wpływ warunków siedliskowych i użytkowania na kształtowanie się *Arrhenatheretum elatioris*. Woda Środ. Obsz. Wiej., 8: 175-184.

Kwiatkowski W., Gajko K. 2011. Ekofizjografia Białegostoku. Departament Ochrony Środowiska i Gospodarki Komunalnej Urzędu Miejskiego w Białymstoku.

Matuszkiewicz W. 2008. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wyd. PWN, Warszawa.

Magnuszewski A. 1999. GIS w geografii fizycznej. Wyd. PWN, Warszawa.

McCollin D., Jackson I. J., Bunce H. G. R., Barr J. C., Stuart R. 2000. Hedgerows as habitat for woodland plants. Journal of Environmental Management, 60: 77-90.

Medyńska-Gulij B. 2012. Kartografia i geowizualizacja. Wyd. PWN, Warszawa.

Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 2002. Flowering Plants and teridophytes of Poland. A Checklist. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Myśliwy M. 2010. Ocena warunków siedliskowych roślinności metodą fitoindykacyjną w wybranych jeziorach Puszczy Gorzowskiej. Woda Środ. Obsz. Wiej., 10, 1(29): 109-129.

Neteler M., Mitasova H. 2008. Open source GIS a Grass GIS Approach. Springer.

Ochyra R., Żarnowiec J., Bednarek-Ochyra H. 2003. Cenzus catalogue of Polish mosses. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Roo-Zielińska E. 2004. Fitoindykacja jako narzędzie oceny środowiska fizycznogeograficznego. Podstawy teoretyczne i analiza porównawcza stosowanych metod. Prace Geograficzne, 199.

Roo-Zielińska E., Solon J., Degórski M. 2007. Ocena stanu i przekształceń środowiska przyrodniczego na podstawie wskaźników geobotanicznych, krajobrazowych i glebowych (Podstawy teoretyczne i przykłady zastosowań). PAN, Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania, Warszawa.

SAGA GIS ver. 2.0.8. University of Hamburg, Germany.

Seidling W., Fisher R. 2008. Deviances from expected Ellenberg indicator values for nitrogen are related to N throughfall deposition in forests. Ecological Indicators, 8: 639-646.

Sienkiewicz J. 2010. Koncepcie bioróżnorodności – ich wymiary i miary w świetle literatury. Ochrona Środowiska i Zasobów Naturalnych, 45: 7-29.

Sokołowski A. W. 2006. Lasy północno-wschodniej Polski. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa.

Solon J. 2005. Struktura roślinności jako indykator stanu i funkcjonowania krajobrazu. [W:] Richling A., Lechnio J. (red.). Z problematyki funkcjonowania krajobrazów nizinnych. Wydział Geografii i Studiów Regionalnych UW, Warszawa.

Solon J., Roo-Zielińska E., Degórski M. 2012. Landscape scale of topography-soil-vegetation relationship: influence of land use and land form. Polish Journal of Ecology, 60: 3-17.

Statistica ver. 10. Inc. Statsoft, Warszawa.

Szydłowska J. 2010. Charakterystyka florystyczna runi oraz ocena fitoindykacyjna warunków siedliskowych wybranych łąk śródleśnych. Środkowo-Pomorskie Towarzystwo Naukowe Ochrony Środowiska, 12: 299-312.

Uchwała Rady Miejskiej nr XXXI/331/04 z dnia 25 października 2004 roku.

Wężyk P., Sztremer M. 2005.Wykorzystanie fotogrametrii cyfrowej, GPS i GIS w procesie kartowania szaty roślinnej Babiogórskiego Parku Narodowego. Roczniki Geomatyki, 3(2): 173-182.

Wysocki Cz., Sikorski P. 2002. Ocena środowiska przyrodniczego na podstawie szaty roślinnej. [W:] Szyszko J., Rylke J., Jeżowski P. (red.). Ocena i wycena zasobów przyrodniczych. Wyd. SGGW, Warszawa.

Zarzycki J. 1997. Zróżnicowanie zbiorowisk łąkowych w masywie Babiej Góry na tle uwarunkowań siedliskowych i użytkowania. Zesz. Nauk. AR Kraków, Sesja Nauk., 48: 167-177.

Zarzycki J., Kopeć M., Bedla D. 2011. Ocena zróżnicowania siedlisk użytków zielonych Pasma Radziejowej (Beskid Sudecki) metodą fitoindykacyjną. Fragmenta Agronomica, 28(1): 115-123.

Żyszkowska M. 2007. Zbiorowiska z rzędu *Arrhenatheretalia* jako wskaźnik warunków siedliskowych w dolinie Bystrzycy Dusznickiej. Woda Środ. Obsz. Wiej., 7, 2(21): 205-218.

# 15 Globalne ocieplenie czy kolejne zlodowacenie? Kilka uwag paleoekologa na temat zmian klimatu w przyszłości

Mirosława **Kupryjanowicz** / Magdalena **Fiłoc**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny,
Instytut Biologii, Zakład Botaniki

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: m.kupryjanowicz@uwb.edu.pl

## Streszczenie

W artykule przedstawiono krótki przegląd literatury dotyczący najważniejszych informacji o zmianach klimatu w czasie czwartorzędu (ostatnich ok. 2,6 mln lat). Wskazują one, że poza powolnymi sukcesyjnymi zmianami klimatycznymi związanymi z czwartorzędowymi cyklami glacjalno-interglacjalnymi, w wielu interglacjałach (m.in. w interglacjale eemskim i mazowieckim) miały miejsce stosunkowo gwałtowne i krótkotrwałe w skali geologicznej oscylacje klimatu, zarówno ciepłe, jak i zimne. Tego typu wahnienia klimatyczne wielokrotnie powtórzyły się także w czasie ostatniego interglacjału, czyli holocenu (ostatnich ok. 11,5 tys. lat). Ranga i tempo tych zmian były zbliżone do obserwowanego obecnie tzw. globalnego ocieplenia. Wskazuje to, że wbrew powszechnym opiniom, globalne ocieplenie nie jest zjawiskiem wyjątkowym w historii Ziemi, a antropogeniczna emisja gazów cieplarnianych nie jest jedyną przyczyną tego zjawiska. Informacje te są niezwykle istotne dla prognozowania przyszłych zmian klimatycznych.

**Słowa kluczowe:** rekonstrukcje paleoklimatyczne, cykl glacjalno-interglacjalny, gwałtowne zmiany klimatyczne, cykle Bonda

## **15.1.** Wstęp

Zgodnie z opublikowanym w 2007 roku IV Raportem Międzyrządowej Grupy Ekspertów ds. Zmiany Klimatu, nazywanej w skrócie IPCC (ang. *Intergovernmental Panel on Climate Change*), klimat Ziemi ociepla się w sposób wyjątkowo gwałtowny, a głównym powodem tych zmian jest drastyczny wzrost antropogenicznej emisji gazów cieplarnianych, przede wszystkim dwutlenku węgla (Metz i in. 2007; Parry i in. 2007; Pachauri, Reisinger 2007; Solomon i in. 2007). Według Raportu, średnia roczna globalna temperatura Ziemi wzrosła w ciągu XX wieku o 0,74°C. Tak znaczny i gwałtowny wzrost, według autorów Raportu, wyraźnie kontrastuje z niewielkimi jedynie zmianami, jakie miały miejsce we wszystkich poprzednich stuleciach ostatniego tysiąclecia. Na podstawie wzrostowego trendu globalnej temperatury odnotowanego w XX wieku prognozują oni, że w ciągu następnych stu lat może ona wzrosnąć o kolejne 1,8-4°C, a nie wykluczają wzrostu nawet o ponad 6°C.

Efektem globalnego ocieplenia klimatu są, według IV Raportu IPCC, liczne zjawiska obserwowane w skali całego świata, takie jak: topnienie pokrywy lodowej wokół bieguna północnego oraz lodowców górskich i wiecznej zmarzliny, wzrost poziomu mórz i oceanów, częstsze występowanie ekstremalnych zjawisk atmosferycznych (huragany, powodzie, fale upałów), a także pustynnienie wielu obszarów. Dalsze ocieplanie się klimatu spowoduje nasilenie tych zjawisk. IPCC przewiduje na przykład, że przy utrzymaniu się obecnego tempa wzrostu temperatury, poziom oceanów w XXI wieku wzrośnie o ok. 28-42 cm, co spowoduje zalanie znacznych obszarów lądu w różnych częściach świata.

Promowane przez IPCC stanowisko bardzo szybko podchwycone zostało przez wielu ekologów i media, a do opinii publicznej masowo zaczęły docierać informacje o wywołanym przez człowieka globalnym ociepleniu, które, jeżeli nic w tym kierunku nie zrobimy, w ciągu najbliższych kilkudziesięciu lat może doprowadzić Ziemię do prawdziwej katastrofy. Raport IPCC przekonał polityków i skłonił ich do wprowadzenia licznych programów ratujących naszą planetę od zagłady, głównie poprzez ograniczenie antropogenicznej emisji $CO_2$.

Z trudem natomiast przebijają się, zarówno do mediów, jak i do świadomości polityków informacje, że wśród naukowców nie ma zgodności w kwestii globalnego ocieplenia i jego przyczyn. Już na początku 2008 roku, czyli niecały rok po publikacji IV Raportu IPCC, Pozarządowa Międzynarodowa Grupa Ekspertów ds. Zmiany Klimatu – w skrócie NIPCC (ang. *Nongovernmental International Panel on Climate Change*) wydała bardzo krytyczny w stosunku do tego dokumentu raport „Natura, nie człowiek, rządzi klimatem" (Singer 2008; Idso, Singer 2009). Raport ten stwierdza, że klimatem na Ziemi steruje przede wszystkim Słońce, a badania naukowe

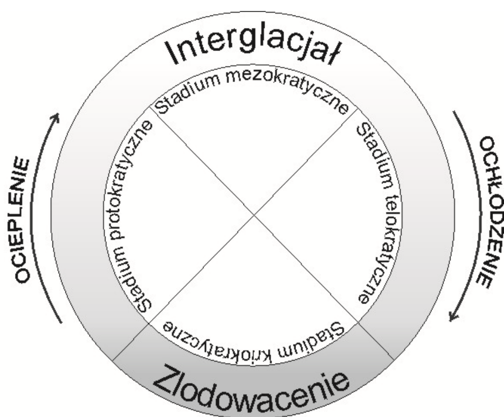
niezbicie wykazały korelację między jego aktywnością i temperaturą Ziemi. Dowodzi on też, że ocieplenie klimatu, przypadające na schyłek XX i początek XXI w., to całkowicie naturalne zjawisko o charakterze przejściowym.

Nie wnikając w szczegóły dyskusji, jaka wywiązała się po opublikowaniu obydwu raportów pomiędzy zwolennikami i przeciwnikami teorii antropogenicznych przyczyn globalnego ocieplenia, należy stwierdzić, że dla lepszego zrozumienia obecnie obserwowanej dynamiki klimatu, absolutnie niezbędna jest wiedza o tym, jak kształtował się on w przeszłości. Celem niniejszej pracy jest bardzo krótki przegląd kluczowych danych paleoekologicznych, dotyczących zmian klimatu w najmłodszym okresie w historii Ziemi, obejmującym czwartorzęd, czyli ostatnich ok. 2,6 mln lat.

## **15.2.** Czwartorzędowe cykle klimatyczno-roślinne

Badania zmian środowiska prowadzone różnymi metodami z zakresu nauk biologicznych i nauk o Ziemi jednoznacznie dowiodły, że w okresie czwartorzędu miało miejsce dość regularne przeplatanie się okresów zimnych zwanych zlodowaceniami lub glacjałami z okresami ciepłymi nazywanymi interglacjałami. Każda jednostka złożona z glacjału i następującego po nim interglacjału określana jest jako tzw. cykl klimatyczno-roślinny, klimatyczno-edaficzny lub cykl glacjał-interglacjał (Iversen 1958; Tobolski 1976; Birks 1986; Birks, Birks 2004). W czwartorzędzie było co najmniej kilka takich cykli, a być może nawet kilkanaście. W Polsce w pełni udokumentowane paleobotanicznie interglacjały, licząc od najmłodszego, to: holocen, eemski, mazowiecki, ferdynandowski i augustowski. Schemat zmian środowiska zachodzących w czasie każdego z nich generalnie był bardzo podobny chociaż czas ich trwania mógł się bardzo różnić. Został on scharakteryzowany już w latach 50. ubiegłego wieku przez duńskiego paleoekologa Johannesa Iversena (1958), który podzielił każdy cykl klimatyczno-roślinny na 4 stadia (Ryc. 15.1).

Stadium kriokratyczne cyklu obejmuje zlodowacenie. Jest to minimum termiczne całego cyklu. Następujące po nim stadium protokratyczne, przypadające na początkową fazę interglacjału, charakteryzuje się stopniowym wzrostem temperatury, kształtowaniem się gleb i rozwojem roślin o coraz większych wymaganiach cieplnych. W stadium mezokratycznym ma miejsce kulminacja ciepła, czyli tzw. optimum klimatyczne. Warunki rozwoju roślinności i gleb są w tym czasie najlepsze w całym cyklu, co przyczynia się do uformowania się w miarę stabilnych biocenoz złożonych z gatunków o dużych wymaganiach termicznych i troficznych.



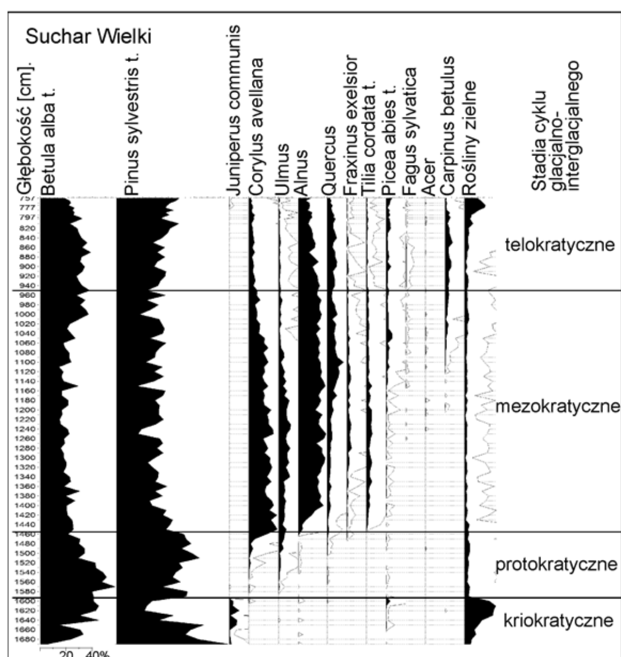

**Ryc. 15.1.** Schemat zmian klimatu podczas czwartorzędowego cyklu interglacjalno-glacjalnego

Źródło: opracowano na podstawie: Iversen J. 1958. The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa. [W:] Hedberg O. (red.), Systematics of to-day. Proceedings of a symposium held at the University of Uppsala in commemoration of the 250th anniversary of Carolus Linnaeus. Acta Universitatis Upsaliensis/Uppsala Universitets Årsskrift, 6: 210-215.

W stadium telokratycznym, kończącym każdy cykl klimatyczno-roślinny, następuje pogorszenie warunków środowiskowych. Gleby stają się coraz uboższe, a temperatura spada. To wszystko powoduje, że zasięgi występowania ciepłolubnych gatunków roślin zaczynają przesuwać się ku równikowi, a ich miejsce zajmują gatunki najpierw borealne, a następnie arktyczne. Koniec stadium telokratycznego jest jednocześnie początkiem kolejnego cyklu glacjał-interglacjał.

Także w holocenie, który jest najmłodszym interglacjałem czwartorzędu, trwającym od ok. 11,5 tys. lat, schemat zmian środowiska przebiegał w opisany powyżej sposób i można w nim wyróżnić wszystkie uprzednio wymienione stadia cyklu klimatyczno-roślinnego (Ryc. 15.2).

Na podstawie zmian roślinności i klimatu, które miały miejsce w dotychczasowej części holocenu powszechnie akceptuje się pogląd, że obecnie twa stadium telokratyczne holocenu. Dowodzi to, że do końca tego interglacjału pozostało już niewiele czasu (w geologicznej skali czasu oczywiście) i że za ok. 2-3 tys. lat Ziemię czeka znaczne ochłodzenie i rozpocznie się kolejne zlodowacenie.




**Ryc. 15.2.** Uproszczony procentowy diagram pyłkowy (wybrane krzywe pyłkowe) z jeziora Suchar Wielki w Wigierskim Parku Narodowym, ilustrujący późnoglacjalną i holoceńską sukcesję roślinności w północno-wschodniej Polsce

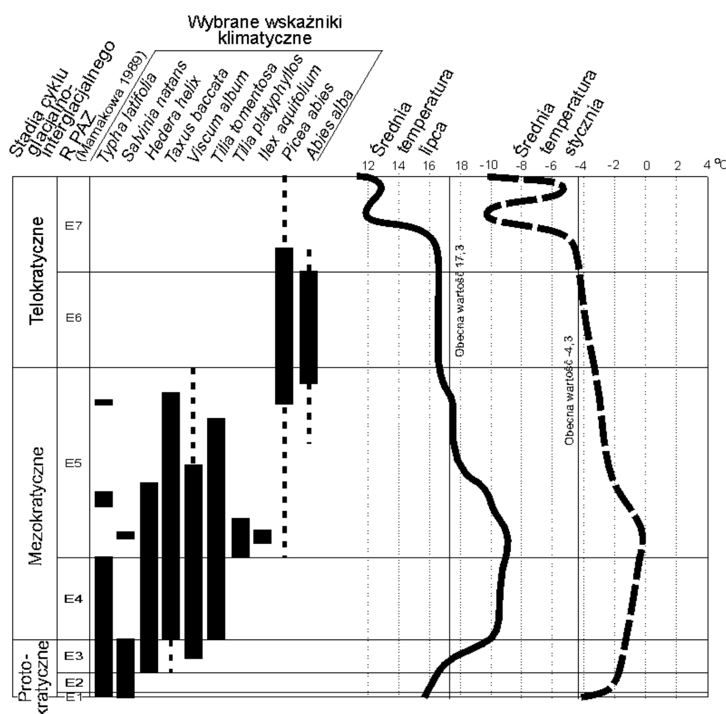
Źródło: opracowanie własne.

## 15.3. Śródinterglacjalne oscylacje klimatu

Nagromadzenie ogromnej ilości danych paleoekologicznych, paleogeograficznych, paleofizycznych i paleochemicznych o wysokiej rozdzielczości czasowej (często dekadowej, a dla niektórych odcinków holocenu wręcz rocznej) sprawiło, że dotychczasowy pogląd na temat występowania w obrębie interglacjałów, w tym także holocenu, jedynie powolnych sukcesyjnych zmian klimatu, scharakteryzowanych przez Iversena, został zburzony. Okazało się, że w wielu interglacjałach na generalny trend związany ze wzrostem temperatury w stadium protokratycznym, jej stabilizacją w stadium mezokratycznym i sukcesywnym spadkiem w stadium telokratycznym, nakładały się krótkotrwałe gwałtowne wahnienia klimatyczne, zarówno chłodne, jak i ciepłe (np. Seidenkrantz i in. 1995; Mayewski 2004; Müller i in. 2005; Magny i in. 2007).

## **15.3.1.** Interglacjał mazowiecki i eemski

Zimne intrainterglacjalne oscylacje klimatu wystąpiły między innymi podczas interglacjału mazowieckiego (ok. 350-300 tys. lat temu). Odnotowano je na stanowiskach w różnych częściach Polski, np. na południowym Podlasiu (Krupiński 1995; Bińka, Nitychoruk 1995) oraz na Wyżynie Śląsko-Krakowskiej i Wyżynie Małopolskiej (Nita 1999, 2009). Występowały one przede wszystkim w starszej części interglacjału, w fazie rozwoju ciepłolubnych mieszanych lasów liściastych (stadium mezokratyczne), powodując przejściowe ograniczenie areału drzew najbardziej wymagających pod względem termicznym (lipa, grab, dąb) i okresowe rozprzestrzenienie się brzozy (Nita 2009). Podobne ochłodzenia miały też miejsce w młodszej części interglacjału mazowieckiego, w jego stadium telokratycznym (Nitychoruk 2000, 2002).




**Ryc. 15.3.** Rekonstrukcja zmian temperatury na północnym Podlasiu w czasie interglacjału eemskiego. Widoczne jest zimne wahnienie klimatyczne w stadium telokratycznym i następujący po nim wzrost temperatur tuż przed definitywnym zakończeniem interglacjału

Źrodło: opracowano na podstawie: Kupryjanowicz M. 2008. Vegetation and climate of the Eemian and Early Vistulian lakeland in northern Podlasie. Acta Palaeobot., 48(1): 3-130.

Gwałtowne zimne oscylacje klimatu odnotowano także w czasie interglacjału eemskiego (ok. 120-105 tys. lat temu) (Field i in. 1994). Miały one miejsce w różnych fazach tego interglacjału. Przejściowe ochłodzenie udokumentowano między innymi w stadium mezokratycznym (np. Cheddadi i in. 1998; Karabanov i in. 2000). Dość powszechnie notowany jest także znaczny przejściowy spadek temperatury w stadium telokratycznym, po którym nastąpił ponowny jej wzrost pod sam koniec interglacjału tuż przed drastycznym ochłodzeniem zapoczątkowującym ostatnie zlodowacenie (np. Boettger i in. 2009; Kupryjanowicz i in. 2005; Kupryjanowicz 2008). Wahnienie to ma bardzo dobrą dokumentację paleobotaniczną m.in. we Francji (de Beaulieu i Reille 1984, 1989) i w północno-wschodniej Polsce (Ryc. 15.3).

Istnieją przesłanki, aby sądzić, że wszystkie wyżej opisane zmiany miały charakter co najmniej ponadregionalny, a być może nawet globalny – zapis każdej z nich znany jest z licznych stanowisk zlokalizowanych w różnych częściach świata. Brak ich zapisu w niektórych z badanych profili może wynikać ze zbyt małej rozdzielczości przeprowadzonych analiz w stosunku do dość krótkiego czasu trwania tych zmian, a w wielu profilach także z niekompletności zawartego w nich zapisu paleoekologicznego.

### **15.3.2.** Holocen

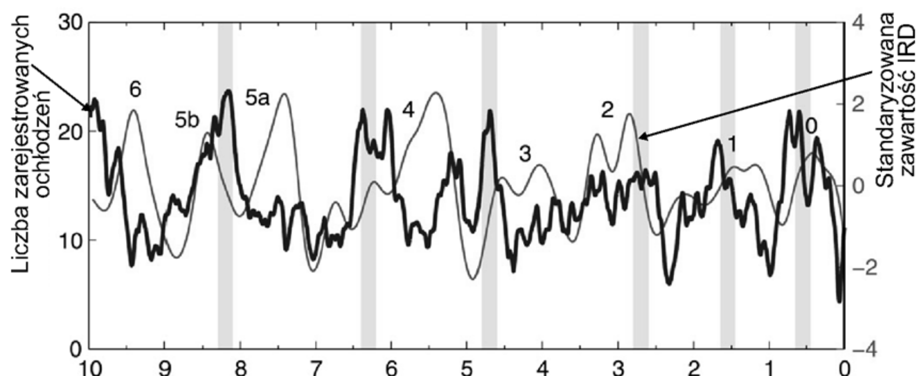
Także klimat holocenu, podobnie jak wcześniejszych interglacjałów, nie był stabilny. W czasie jego trwania wielokrotnie miały miejsce znaczne wahania temperatury, których występowanie bardzo dobrze koreluje się ze zmianami aktywności słonecznej (np. Bond i in. 2001; Laut 2003; Moberg i in. 2005), co wskazuje na naturalne przyczyny tych zjawisk.

Jedną z najbardziej spektakularnych ciepłych holoceńskich oscylacji klimatycznych było tzw. ocieplenie średniowieczne (średniowieczne optimum klimatyczne), datowane na ok. 900-1300 AD (np. Villalba 1994; Bradley i in. 2003; Mann i in. 2009). Średnia roczna temperatura na półkuli północnej była w tym okresie o ok. 1°C wyższa od średniej dla ostatniego tysiąclecia i o ok. 0,25°C wyższa niż ta zanotowana pod koniec XX wieku podczas współczesnego globalnego ocieplenia (Mangini i in. 2005).

Równie wyraźnie zaznaczyło się w wielu regionach świata ochłodzenie, jakie przypadało na lata 1300-1900 AD i nazywane jest małą epoką lodową (m.in. Lamb 1972; Bradley i Jonest 1993; Crowley 2000; Mann 2003). Ochłodzenie to nastąpiło po okresie średniowiecznego optimum klimatycznego i zaznaczyło się głównie w rejonie północnego Atlantyku. Był to jeden z najchłodniejszych okresów holocenu (Joerin i in. 2006; Matthews i Briffa 2005; Mayewski i in. 2004), z temperaturą

o ok. 1°C niższą od średniej dla całego tysiąclecia. W jego najzimniejszej części, przypadającej na młodszą połowę XVI wieku i cały XVII wiek, średnia roczna temperatura półkuli północnej tylko nieznacznie przekraczała 8,5°C.

Główną przyczyną zmian klimatycznych związanych z małą epoką lodową były zmiany aktywności Słońca (Mauquoy i in. 2002). Najzimniejszy okres małej epoki lodowej przypadał na okres najmniejszej aktywności Słońca, zwany minimum Maundera (1645-1715 AD) (Wei-Hock Soon i Yaskell 2004). Prawdopodobnie także aktywność wulkaniczna miała oziębiający wpływ na klimat w czasie małej epoki lodowej. Szczególnie intensyfikowała ona efekty minimów aktywności słonecznej Wolfa (1280-1340 AD), Maundera (1645-1715 AD) i Daltona (1790-1830 AD) (Robock 1979). Na to ostatnie minimum przypadał wybuch wulkanu Tambora (Indonezja) w 1815 roku, który jest uważany za bezpośredni powód znaczących anomalii klimatycznych na całej Ziemi; kolejny, 1816 rok, nazywany był rokiem bez lata na półkuli północnej, głównie w Europie i Ameryce Północnej (Stothers 1984).




**Ryc. 15.4.** Suma zimnych śródholoceńskich wahnień klimatycznych zarejestrowanych w różnych częściach świata

Objaśnienia: IRD (*Ice Rafted Debris*) – osady mineralne akumulowane na powierzchni lodu morskiego i po jego roztopieniu opadające na dno oceanu. Liczby 0-6 wskazują cykle Bonda wyrażone wierzchołkami standaryzowanej krzywej zawartości IRD w osadach północnoatlantyckich. Pionowe szare paski oznaczają najważniejsze zimne oscylacje klimatu w czasie holocenu.

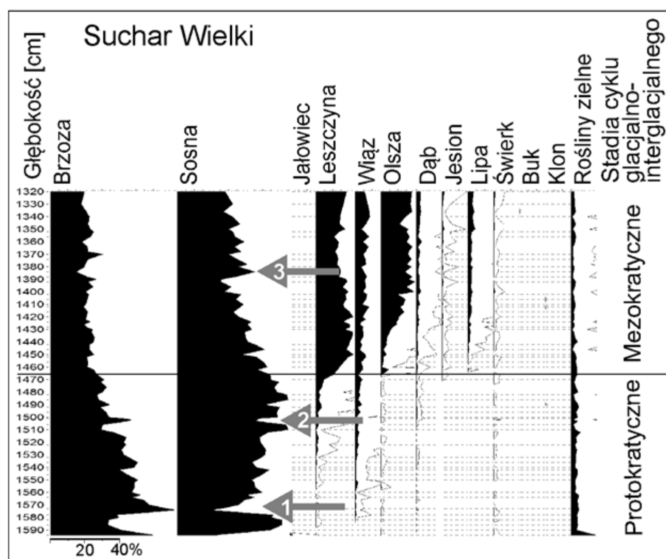
Źródło: opracowano na podstawie: Wanner H., Solomina O., Grosjean M., Ritz S. P., Jetel M. 2011. Structure and origin of Holocene cold events. Quat. Sc. Rev., 30: 3109-3123; Bond G., Kromer B., Beer J., Muscheler R., Evans M. N., Showers W., Hoffmann S., Lotti-Bond R., Hajdas I., Bonani G. 2001. Persistent Solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. Science, 294(5549): 2130-2136.

Dane izotopowe z północnoatlantyckich rdzeni osadów głębinowych ujawniły, że nagłe krótkotrwałe (w geologicznej skali czasowej) wahnienia klimatyczne, podobne do ocieplenia średniowiecznego i małej epoki lodowej, pojawiały się w holocenie dość regularnie z cyklicznością ok. 1-1,5 tys. lat (Ryc. 15.4). Zostały one wydatowane na ok. 11100, 10300, 9400, 8200, 5900, 4200, 2800, 1400, 400 lat temu i nazywane są holoceńskimi cyklami Bonda (Bond i in. 1997, 1999, 2001; Wanner i in. 2011 i literatura tam cytowana). Wydarzenia te, wraz z zimnymi cyklami Heinricha (Heinrich 1988; Hemming 2004) i ciepłymi cyklami Dansgaarda-Oeschgera (Dansgaard i in. 1993; Schulz 2002), w obrębie ostatniego zlodowacenia tworzą bardzo długą, trwającą ok. 100 tys. lat serię gwałtownych zmian klimatycznych (Bond i in. 1999).

Według aktualnie dostępnych ponad 70. krzywych paleoklimatycznych, zmiany temperatury podczas ostatnich 2000 lat osiągały amplitudę od 0,5°C do 4°C (średnio 1,5-2°C) (Ljungqvist 2009, 2010). Płynie stąd wniosek, że jeszcze przed epoką przemysłową, temperatura wahała się dość znacznie, a zatem obecnie obserwowanych zmian klimatycznych nie można wiązać jedynie z antropogeniczną emisją dwutlenku węgla.

Czy wszystkie opisane powyżej anomalie klimatyczne, podobnie jak obecne ocieplenie, miały charakter globalny, czy może niektóre z nich objęły jedynie pewne regiony globu? To pytanie, mimo znacznego postępu badań naukowych ukierunkowanych na rozwiązanie tego problemu, nadal pozostaje bez odpowiedzi. Stąd stała, jak na razie, konieczność pozyskiwania nowych danych z różnych regionów świata.

Holoceńskie zimne cykle Bonda ujawniły się między innymi w północno-wschodniej Polsce, wywołując przejściowe zmiany w szacie roślinnej. Zmiany te są rekonstruowane między innymi na podstawie analizy pyłkowej osadów z trzech małych dystroficznych jezior (sucharów) zlokalizowanych w Wigierskim Parku Narodowym (Fiłoc, Kupryjanowicz 2013a, b; Fiłoc i in. 2013; Fiłoc 2013 a, b). Każde z odnotowanych tam ochłodzeń miało nieco inny wpływ na roślinność, w zależności od tego jakie gatunki roślin rosły w tym okresie i jaka była ich wrażliwość na zmiany temperatury. Na obecnym etapie badań, spośród wszystkich ochłodzeń nazywanych holoceńskimi cyklami Bonda, w zapisie pyłkowym z sucharów wyraźnie zaznaczają się jedynie zmiany roślinności odzwierciedlające trzy zimne wahnienia (Ryc. 15.5).




**Ryc. 15.5.** Uproszczony procentowy diagram pyłkowy (wybrane krzywe pyłkowe) z dolnej warstwy osadów jeziora Suchar Wielki w Wigierskim Parku Narodowym

Objaśnienia: Strzałki wskazują zmiany odzwierciedlające przejściowe rozprzestrzenienie się brzozy (1, 2) lub sosny (3) będące efektem zimnych wahnień klimatycznych.

Źródło: opracowanie własne.

Dwa pierwsze ochłodzenia datowane są na ok. 11100 i 10300 lat temu. Obydwa zimne wahnienia uwidaczniają się w danych pyłkowych jako spadek frekwencji pyłku sosny, która dominowała w stadium protokratycznym holocenu, i wzrost udziału brzozy. Nie oznacza to jednak, że wiązały się one ze zmianą składu szaty roślinnej, a najprawdopodobniej jedynie ze spadkiem intensywności kwitnienia i pylenia sosny, która ma nieco wyższe wymagania termiczne niż brzoza. Natomiast ochłodzenie datowane na ok. 8200 lat temu (tzw. czwarty cykl Bonda) miało miejsce na samym początku stadium mezokratycznego i wiązało się głównie ze spadkiem udziału pyłku leszczyny oraz wzrostem frekwencji sosny i brzozy.

## **15.4.** Wnioski

- Znajdujemy się w końcowym, telokratycznym stadium obecnego interglacjału, a co za tym idzie – prawdopodobnie bardzo nieodległa (w geologicznej skali czasu) jest perspektywa jego zakończenia (ok. 2-3 tys. lat) i początku kolejnego zlodowacenia.

- Rejestrowane obecnie globalne ocieplenie nie jest nadzwyczajną anomalią klimatu, wynikającą z przyczyn antropogenicznych – podobne wahnienia klimatyczne miały miejsce także w czasach przedindustrialnych, zarówno w poprzednich interglacjałach, jak i we wcześniejszych okresach holocenu.
- Ranga i tempo współczesnego globalnego ocieplenia mieszczą się w granicach naturalnego tempa innych ociepleń i oziębień w ciągu ostatnich ok. 11500 lat.
- Główną przyczyną wewnątrzholoceńskich oscylacji klimatu, powtarzających się z cyklicznością ok. 1-1,5 tys. lat, były zmiany aktywności Słońca; nakładała się na nie aktywność wulkaniczna, która mogła pogłębiać ochłodzenia lub osłabiać ocieplenia.
- Globalne ocieplenie nie jest procesem „bez końca", a jedynie naturalną, krótkotrwałą (w skali geologicznej) oscylacją klimatyczną – widoczna jest wyraźna analogia pomiędzy ochłodzeniem, które miało miejsce pod koniec interglacjału eemskiego i następującym po nim ociepleniem bezpośrednio poprzedzającym nadejście zlodowacenia a tzw. małą epoką lodową (1570-1900 AD) i następującym po niej współczesnym globalnym ociepleniem.
- Obecne zmiany klimatu zawsze powinno się rozpatrywać w odniesieniu do całości przemian, jakie zachodziły w przeszłości. Klimat czwartorzędu był i jest zjawiskiem bardzo dynamicznym, w którym różnej rangi okresy zimne przeplatają się z ciepłymi. Wobec powyższego, czy wpływ człowieka na środowisko jest na tyle silny, że może doprowadzić do zmiany tego prężnego i w długiej skali czasu bardzo trwałego układu? Odpowiedź na to pytane nie wydaje się być tak oczywista, jak się powszechnie uważa.

## Literatura

de Beaulieu J.-L., Reille M. 1989. The transition from temperate phases to stadials in the long upper Pleistocene sequence from les Echets (France). Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol., 72: 147-159.

de Beaulieu J.-L., Reille M. 1984. A long upper Pleistocene pollen record from Les Echets, near Lyon, France. Boreas, 13: 111-132.

Bińka K., Nitychoruk J. 1995. Mazovian (Holsteinian) lake sediments at Woskrzenice near Biała Podlaska. Geol. Quart., 39: 109-120.

Birks H. J. B. 1986. Late Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe. [W:] Berglund B. E. (red.), Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology. Wiley, Chichester.: 3-65.

Birks H. J. B., Birks H. H. 2004. The rise and fall of forests. Science, 305: 484-485.

Boettger T., Novenko E. Yu., Velichko A. A., Borisova O. K., Kremenetski K. V., Knetscha S., Junge F. W. 2009. Instability of climate and vegetation dynamics in Central and Eastern Europe during the final stage of the Last Interglacial (Eemian, Mikulino) and Early Glaciation. Quat. Internat., 207: 137-144.

Bond G., Kromer B., Beer J., Muscheler R., Evans M. N., Showers W., Hoffmann S., Lotti-Bond R., Hajdas I., Bonani G. 2001. Persistent Solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. Science, 294(5549): 2130-2136.

Bond G., Showers W., Cheseby M., Lotti R., Almasi P., de Menocal P., Priore P., Cullen H., Hajdas I., Bonani G. 1997. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. Science, 278(5341): 1257-1266.

Bond G., Showers W., Elliot M., Evans M., Lotti R., Hajdas I., Bonani G., Johnson S. 1999. The North Atlantic's 1-2 kyr climate rhythm: relation to Heinrich Events, Dansgaard/Oeschger cycle and the Little Ice Age. [W:] Clark P., Webb R., Keigwin L. (red.), Mechanisms of global climate change at millennial time scales. Geophysical Monograph Series, 112: 35-58.

Bradley R. S., Hughes M. K., Diaz H. F. 2003. Climate change in Medieval Times. Science, 302: 404-405.

Bradley R. S., Jonest P. D. 1993. 'Little Ice Age' summer temperature variations: their nature and relevance to recent global warming trends. The Holocene, 3(4), 367-376.

Cheddadi R., Mamakowa K., Guiot J., de Beaulieu J.-L, Reille M., Andrieu V., Granoszewski W., Peyron O. 1998. Was the climate of the Eemian stable? A quantitative climate reconstruction from seven European pollen records. Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol., 143(1): 73-85.

Crowley T. J. 2000. Causes of climate change over the past 1000 years. Science, 289(5477): 270-277.

Dansgaard W. Johnsen S. J., Clausen H. B., Dahl-Jensen D., Gundestrup N. S., Hammer C. U., Hvidberg C. S., Steffensen J. P., Sveinbjörnsdottir A. E., Jouzel J., Bond G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 25 0-kyr ice-core record. Nature, 364(6434): 218-220.

Field M. H., Huntley B., Müller H. 1994. Eemian climate fluctuations observed in a European pollen record. Nature, 371(6500): 779-783.

Fiłoc M., Kupryjanowicz M. 2013a. The changes of vegetation of the Wigierski National Park during the Holocene – preliminary results of studies. [W:] "IsoG 2013. Environmental geochemistry methods, trends, questions". 13-15 March 2013, Warsaw, Poland: 22-23. Programme and abstracts. ATLAB, ING PAN, Seventh Framework Programme, Warsaw.

Fiłoc M., Kupryjanowicz M. 2013b. Late Glacial and Holocene development of vegetation in the Wigry National Park on the backdrop of climatic changes. [W:] Palaeoecological reconstructions – lacustrine, peat and cave sediments. 22-24.05.2013, Białka Ta-

trzańska, Poland. Abstact Book: 53. Institute of Geological Sciences Polish Academy of Sciences, ATLAB, Warsaw.

Fiłoc M., Kupryjanowicz M., Drzymulska D. 2013. Wczesnoholoceńskie zmiany roślinności Wigierskiego Parku Narodowego jako efekt globalnych oscylacji klimatu – zapis pyłkowy w osadach Suchara Wielkiego. [W:] Byliniak A., Lesiak E., Majewska M. (red.), VI Polska Konferencja Paleobotaniki Czwartorzędu „Osady morskie, lagunowe i torfowisk nadbrzeżnych jako źródło informacji o paleośrodowiskach i klimacie". Krynica Morska, 11-13.06.2013: 65. Państwowy Instytut Geologiczny – Państwowy Instytut Badawczy, Warszawa.

Fiłoc M. (2013a). Późnoglacjalne i holoceńskie zmiany roślinności Wigierskiego Parku Narodowego – wstępne wyniki badań palinologicznych. [W:] Proniewski M. (red.), PFS Publikacje naukowe stypendystów. Tom I: 21-29. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.

Fiłoc M. (2013b). Holoceńska sukcesja roślinności dystroficznego jeziora Suchar II w Wigierskim Parku Narodowym – wstępne wyniki analizy pyłkowej. [W:] Proniewski M. (red.), PFS Publikacje naukowe stypendystów. Tom II: 10-20. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.

Heinrich H. 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. Quat. Res., 29(2): 142-152.

Hemming S. R. 2004. Heinrich events: Massive late Pleistocene detritus layers of the North Atlantic and their global climate imprint. Rev. Geoph., 42(1).

Idso C., Singer S. F. (red.) 2009. Climate change reconsidered: the report of the Nongovernmental International Panel on Climate Change. The Heartland Institute, Chicago.

Iversen J. 1958. The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa. [W:] Hedberg O. (red.), Systematics of to-day. Proceedings of a symposium held at the University of Uppsala in commemoration of the 250$^{th}$ anniversary of Carolus Linnaeus. Acta Universitatis Upsaliensis/Uppsala Universitets Årsskrift, 6: 210-215.

Joerin U. E., Stocker T. F., Schlüchter Ch. 2006. Multicentury glacier fluctuations in the Swiss Alps during the Holocene. The Holocene, 16(5): 697-704.

Karabanov E. B., Propenko A. A., Williams D. F., Khursevich G. K. 2000. Evidence for mid-Eemian cooling in continental climatic record from Lake Baikal. J. Paleolim., 23(4): 365-371.

Krupiński K. M. 1995. Pollen stratigraphy and succession of vegetation during the Mazovian Interglacial. Acta Geogr. Lodz., 70: 1-200.

Kupryjanowicz M. 2008. Vegetation and climate of the Eemian and Early Vistulian lakeland in northern Podlasie. Acta Palaeobot., 48(1): 3-130.

Kupryjanowicz M., Ciszek D., Mirosław-Grabowska J., Marciniak B., Niska M. 2005. Two climatic oscillations during the Eemian Interglacial – preliminary results of multi-

proxy researches of palaeolake at Solniki, NE Poland. Polish Geological Institute Special Papers, 16: 53-57.

Lamb H. H. 1972. The cold Little Ice Age climate of about 1550 to 1800. Climate: present, past and future. Methuen, London.

Laut P. 2003. Solar activity and terrestrial climate: an analysis of some purported correlations. Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics, 65(7): 801-812.

Ljungqvist C. F. 2009. Temperature proxy records covering the last two millennia: a tabular and visual overview. Geogr. Ann., 91A(1): 11-29.

Ljungqvist C. F. 2010. A new reconstruction of temperature variability in the extra-tropical Northern Hemisphere during the last two millennia: a tabular and visual overview. Geogr. Ann., 92A(3): 339-351.

Magny M., Vannière B., de Beaulieu J.-L., Bégeot C., Heiri O., Millet L., Peyron O., Anne-Véronique Walter-Simonnet A.-V. 2007. Early-Holocene climatic oscillations recorded by lake-level fluctuations in west-central Europe and in central Italy. Quat. Sc. Rev., 26(15-16): 1951-1964.

Mangini A., Spötl C., Verdes P. 2005. Reconstruction of temperature in the Central Alps during the past 2000 yr from a $\delta^{18}O$ stalagmite record. Earth and Planetary Science Letters, 235: 741-751.

Mann M. 2003. Little Ice Age. [W:] Mac Cracken M. C., Perry J. S. (red.), Encyclopedia of Global Environmental Change, Volume 1, The Earth System: Physical and Chemical Dimensions of Global Environmental Change. John Wiley & Sons.

Mann M. E., Zhang Z., Rutherford S., Bradley R. S., Hughes M. K., Shindell D., Ammann C., Faluvegi G. 2009. Global signatures and dynamical origins of the Little Ice Age and Medieval Climate Anomaly. Science, 326(5957): 1256-1260.

Matthews J. A., Briffa K. R. 2005. The Little Ice Age: re-evaluation of an evolving concept. Geogr. Ann., 87A: 17-36.

Mauquoy D., van Geel B., Blaauw M., van der Plicht J. 2002. Evidence from northwest European bogs shows 'Little Ice Age' climatic changes driven by variations in solar activity. The Holocene, 12(1): 1-6.

Mayewski P. A., Rohling E., Stager C., Karlén W., Maasch K., Meeker L.D., Meyerson E., Gasse F., van Kreveld S., Holmgren K., Lee-Thorp J., Rosqvist G., Rack F., Staubwasser M., Schneider R. 2004. Holocene climate variability. Quat. Res., 62: 243-255.

Metz B., Davidson O. R., Bosch P. R., Dave R., Meyer L. A. (red.) 2007. IPCC Fourth Assessment Report (AR4). Climate Change 2007: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge-New York.

Moberg A., Sonechkin D. M., Holmgren K., Datsenko N. M., Karlen W. 2005. Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data. *Nature,* 433: 613-617.

Müller U. C., Klotz S., Geyh M. A., Pross J., Bond G. C. 2005. Cyclic climate fluctuations during the last interglacial in central Europe. Geol., 33: 449-452.

Nita M. 1999. Mazovian Interglacial at Konieczki near Kłobuck (Silesian-Cracovian Upland). Acta Palaeobot., 39(1): 89-135.

Nita M. 2009. Stratygrafia pyłkowa i historia roślinności interglacjału mazowieckiego i starszej części zlodowacenia liwca na obszarze zachodniej i środkowej części Wyżyn Polskich. Prace Naukowe Uniwersytetu Śląskiego, 2658.

Nitychoruk J. 2000. Climate reconstruction from stable-isotope composition of the Mazovian Interglacial (Holsteinian) lake sediments in eastern Poland. Acta Geol. Pol., 50(2): 247-294.

Nitychoruk J. 2002. Wpływ wulkanizmu na zmiany klimatu w interglacjale mazowieckim. Prz. Geol., 50(9): 810-811.

Pachauri R. K., Reisinger A. (red.) 2007. IPCC Fourth Assessment Report (AR4). Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva.

Parry M. L., Canziani O. F., Palutikof J. P., van der Linden P. J., Hanson C. E. (red.) 2007. IPCC Fourth Assessment Report (AR4). Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge-New York.

Robock A. 1979. The 'Little Ice Age': Northern Hemisphere average observations and model calculations. Science, 206(4425): 1402-1404.

Schulz M. 2002. On the 1470-year pacing of Dansgaard-Oeschger warm events. Paleoceanography, 17(2): 4.1-4.9.

Seidenkrantz M.-S., Kristensen P., Knudsen K. L. 1995. Marine evidence for climatic instability during the last interglacial in shelf records from northwest Europe. J. Quat. Sc., 10(1): 77-82.

Singer S. F. (red.) 2008. Nature, not human activity, rules the climate: summary for policymakers of the report of the Nongovernmental International Panel on Climate Change. The Heartland Institute, Chicago.

Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K. B., Tignor M., Miller H. L. (red.) 2007. IPCC Fourth Assessment Report (AR4). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge-New York.

Stothers R. B. 1984. The great Tambora eruption in 1815 and its aftermath. Science, 224(4654): 1191-1198.

Tobolski K. 1976. Przemiany klimatyczno-ekologiczne w okresie czwartorzędu a problem zmian we florze. Phytocenosis, 5(3/4): 187-197.

Villalba R. 1994. Tree-ring and glacial evidence for the medieval warm epoch and the little ice age in southern South America. Climatic Change, 26(2-3): 183-197.

Wanner H., Solomina O., Grosjean M., Ritz S. P., Jetel M. 2011. Structure and origin of Holocene cold events. Quat. Sc. Rev., 30: 3109-3123.

Wei-Hock Soon W., Yaskell S. H. 2004. The Maunder minimum and the variable sun-earth connection. World Scientific Publishing Company.

# 16 Puszcza Galindzka – kto i kiedy przyczynił się do jej wylesienia?

Marta **Szal**[1] / Mirosława **Kupryjanowicz**[1] / Mariusz **Wyczółkowski**[2]

[1] Uniwersytet w Białymstoku, Wydział Biologiczno-Chemiczny,
Instytut Biologii, Zakład Botaniki
ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: m.szal@uwb.edu.pl, m.kupryjanowicz@uwb.edu.pl

[2] Muzeum im. Wojciecha Kętrzyńskiego
ul. Plac Zamkowy 1, 11-400 Kętrzyn
e-mail: mw@muzeum.ketrzyn.pl

## Streszczenie

W średniowieczu znaczną część Warmii i Mazur pokrywały rozległe lasy tworzące Puszczę Galindzką. Według źródeł historycznych i archeologicznych, przetrwały one aż do czasów krzyżackich i dopiero intensywna akcja osadnicza prowadzona przez Zakon doprowadziła do zagłady tego kompleksu leśnego. Najnowsze dane paleoekologiczne wskazują jednak, że scenariusz zdarzeń mógł być zupełnie inny i, że przynajmniej w niektórych częściach Puszczy Galindzkiej, deforestacja rozpoczęła się znacznie wcześniej.

Na podstawie wyników analizy pyłkowej i datowania radiowęglowego osadów z jeziora Salęt, odtworzono wpływ człowieka na szatę roślinną tej części Puszczy Galindzkiej, która obejmowała Pojezierze Mrągowskie. Szczególną uwagę zwrócono na okres średniowiecza (VIII-XVI wiek), gdy rejon ten zamieszkiwał pruski lud Galindów podbity następnie przez Krzyżaków. Celem badań było ustalenie kto: Krzyżacy czy Galindowie, zapoczątkował trwałe wielkopowierzchniowe odlesienia w tym regionie. Dowiedziono, że przemiany te rozpoczęły się już pod koniec X wieku, czyli o ok. 200 lat wcześniej niż wynika to z przekazów historycznych, i były efektem działalności gospodarczej Galindów. Natomiast w czasach krzyżackich, rejon Salętu dość długo pozostawał poza zasięgiem intensywnej akcji kolonizacyjnej prowadzonej przez Zakon, w związku z czym nasilenie antropogenicznych przekształceń roślinności było wtedy mniejsze niż za czasów Galindów.

**Słowa kluczowe**: antropogeniczne przekształcenia środowiska, analiza pyłkowa, Pojezierze Mazurskie, jezioro Salęt, średniowiecze

## **16.1.** Wstęp

Puszczą Galindzką (Wielką Puszczą) nazywane są rozległe pierwotne lasy, które w średniowieczu zajmowały środkową i południową część Warmii i Mazur. Pozostałości tej puszczy stanowią dziś kompleksy leśne Puszczy Boreckiej, Piskiej i Romnickiej.

Teren Puszczy Galindzkiej zamieszkiwał pruski lud Galindów. Od wielu lat wśród historyków i archeologów powszechna jest opinia, że kres, zarówno Galindom, jak i lasom, które były środowiskiem ich życia, położyła ekspansja krzyżacka oraz prowadzona przez Zakon Krzyżacki rabunkowa gospodarka leśna i systematyczna akcja kolonizacyjna rozpoczęta w XIV wieku (np. Toeppen 1870; Biskup i Labuda 1988; Białuński 1996; Nowakiewicz i Wróblewski 2003). Jednak wyniki najnowszych badań paleobotanicznych jednoznacznie wskazują, iż trwałe wylesienie sporych powierzchni tej puszczy nastąpiło już w X-XI wieku (np. Filbrandt-Czaja 2000; Wacnik i in. 2012; Wacnik i Karczewski 2013).

Rozbieżności pomiędzy zapisami historycznymi a danymi palinologicznymi zainspirowały zarówno archeologów, jak i paleoekologów do dalszych badań nad zależnościami człowiek-środowisko na Mazurach i podjęcia próby obiektywizacji oceny destrukcyjnego wpływu, zarówno Galindów, jak i Krzyżaków na lasy tego regionu. Badania podjęto między innymi w rejonie jeziora Salęt, który jest jednym z najlepiej rozpoznanych pod względem archeologicznym mikroregionów osadniczych w północno-wschodniej Polsce (np. Okulicz 1973; Nowakowski 1995; Szymański 2005, 2007). Celem badań było odtworzenie zmian szaty roślinnej Pojezierza Mrągowskiego w aspekcie przekształceń zbiorowisk leśnych i rozwoju antropogenicznych zbiorowisk otwartych, związanych z aktywnością osadniczo-gospodarczą społeczności pradziejowych i wczesnohistorycznych. Szczególna uwaga zwrócona została na ustalenie terminu pierwszych trwałych wielkoobszarowych odlesień na tym obszarze, co jest przedmiotem tego opracowania.

## **16.2.** Obiekt badań

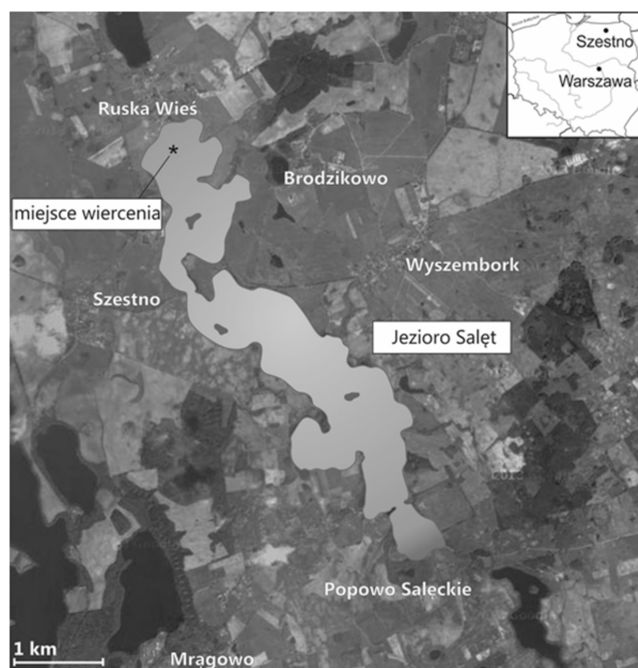
Jezioro Salęt (53°56'22.09"N, 21°19'20.19"E) jest dużym, eutroficznym zbiornikiem wodnym o powierzchni 327,7 ha. Maksymalna głębokość wody wynosi 17,2 m, a średnia – 4,9 m (Jańczak 1999). Zbiornik zlokalizowany jest w północnej części Pojezierza Mrągowskiego, pomiędzy miejscowościami: Ruska Wieś, Szestno, Wyszembork i Popowo Salęckie, w centrum średniowiecznego mikroregionu osadniczego

(Ryc. 16.1). Linia brzegowa jest jeziora urozmaicona: na południu występuje wiele odcinków wysokich i stromych, na północy przeważają płaskie łagodne wyniesienia. Okolica zbiornika jest obecnie bezleśna – dominują tu łąki, pastwiska i pola uprawne.

## **16.3.** Materiał i metody

### **16.3.1.** Wiercenie

Materiał do badań paleoekologicznych pochodzi z głęboczka jeziora Salęt zlokalizowanego w jego północnej części, nazywanej Salętem Małym (Ryc. 16.1).




**Ryc. 16.1.** Lokalizacja jeziora Salęt oraz wiercenia wykonanego na potrzeby badań paleoekologicznych

Źródło: Google Maps (www.maps.google.com).

Wielkość jeziora gwarantuje, że zapis pyłkowy zawarty w jego osadach dennych zarejestrował zmiany rangi regionalnej. Materiał pobrano przy użyciu sondy Więckowskiego oraz czerpaka typu „Kajak". Osad jeziorny zbudowany jest głównie z gytii detrytusowo-węglanowej.

## 16.3.2. Analiza pyłkowa

Próby osadu miały objętość po 1 $cm^3$ i pobrane zostały z rdzenia w odstępach co 1 cm. Jak dotychczas, analizie poddano tylko część z nich – rozdzielczość przeprowadzonych analiz wynosi od 5 do 10 cm. Próby poddano acetolizie Erdtmana (Faegri i Iversen 1989). W każdej próbie liczono ok. 1000 sporomorf. Wyniki analizy przedstawiono w postaci uproszczonych procentowych diagramów pyłkowych ilustrujących wpływ człowieka na szatę roślinną (Berglund i Ralska-Jasiewiczowa 1986). Obejmują one drzewa i krzewy oraz rośliny zielne uznawane za wskaźniki obecności człowieka. Kreślenie diagramów wykonano przy pomocy programu POLPAL (Nalepka i Walanus 2003). Do wyznaczenia lokalnych poziomów zespołów pyłkowych (L PAZ) wykorzystano aplikację CONISS (Nalepka i Walanus 2003).

## 16.3.3. Datowanie osadów

Wiek stropowej warstwy osadów określono metodą ołowiową ($^{210}Pb$) w Instytucie Nauk Geologicznych PAN w Warszawie, a siedmiu prób osadów z większych głębokości – metodą radiowęglową ($^{14}C$/AMS) w Gliwickim Laboratorium Radiowęglowym Instytutu Fizyki Politechniki Śląskiej (Tab. 16.1).

**Tabela 16.1.** Wyniki określenia wieku osadów profilu z jeziora Salęt metodą radiowęglową

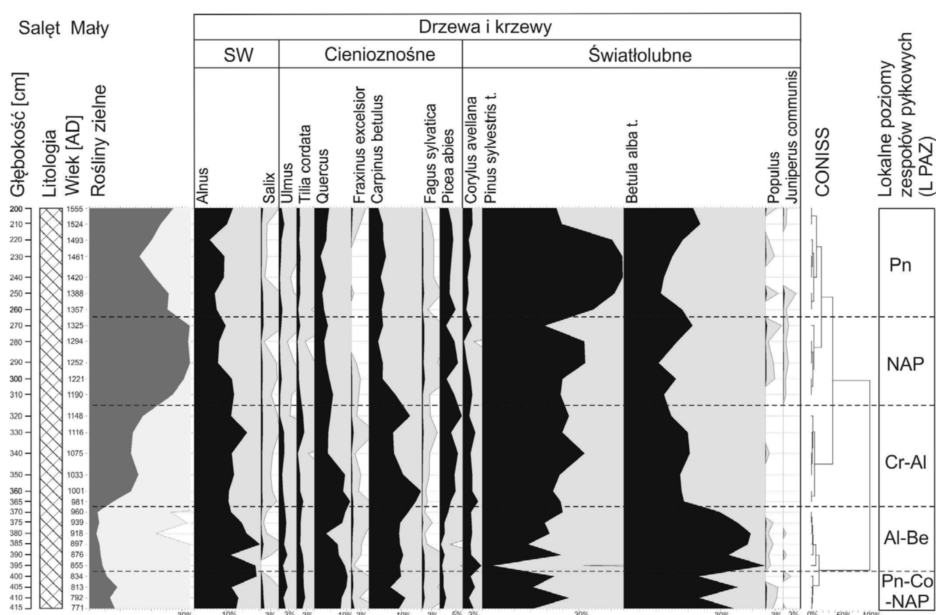
| Lp. | Nazwa próby | Numer laboratoryjny | Wiek $^{14}C$ (BP) | Wiek kalibrowany (BP) zakres 68% | Wiek kalibrowany (BP) zakres 95% |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | SM/3,30 m | GdA-2979 | 830±25 | 762 (10.4%) 751<br>745 (57.8%) 695 | 785 (95.4%) 689 |
| 2 | SM/3,70 m | GdA-2980 | 1090±25 | 1053 (24.5%) 1030<br>1005 (43.7%) 961 | 1058 (92.6%) 953<br>947 (2.8%) 939 |
| 3 | SM/4,10 m | GdA-2981 | 1275±25 | 1261 (32.9%) 1229<br>1210 (35.3%) 1179 | 1284 (94.6%) 1171<br>1155 (0.8%) 1149 |

Źródło: badania własne.

Wyniki datowania posłużyły do opracowania modelu głębokość/wiek. Wykorzystano do tego aplikację Depth/Age programu POLPAL (Nalepka i Walanus 2003; Walanus i Nalepka 2004). Z modelu odczytano przybliżony wiek każdej analizowanej palinologicznie próbki, co umożliwiło wykreślenie diagramów pyłkowych w bezwzględnej skali czasowej.

## **16.4.** Wyniki – charakterystyka lokalnych poziomów zespołów pyłkowych

W badanym odcinku profilu z jeziora Salęt wyróżniono 5 lokalnych poziomów zespołów pyłkowych (L PAZ), odróżniających się składem taksonomicznym, wchodzących w ich skład spektrów pyłkowych (Ryc. 16.2, 16.3).

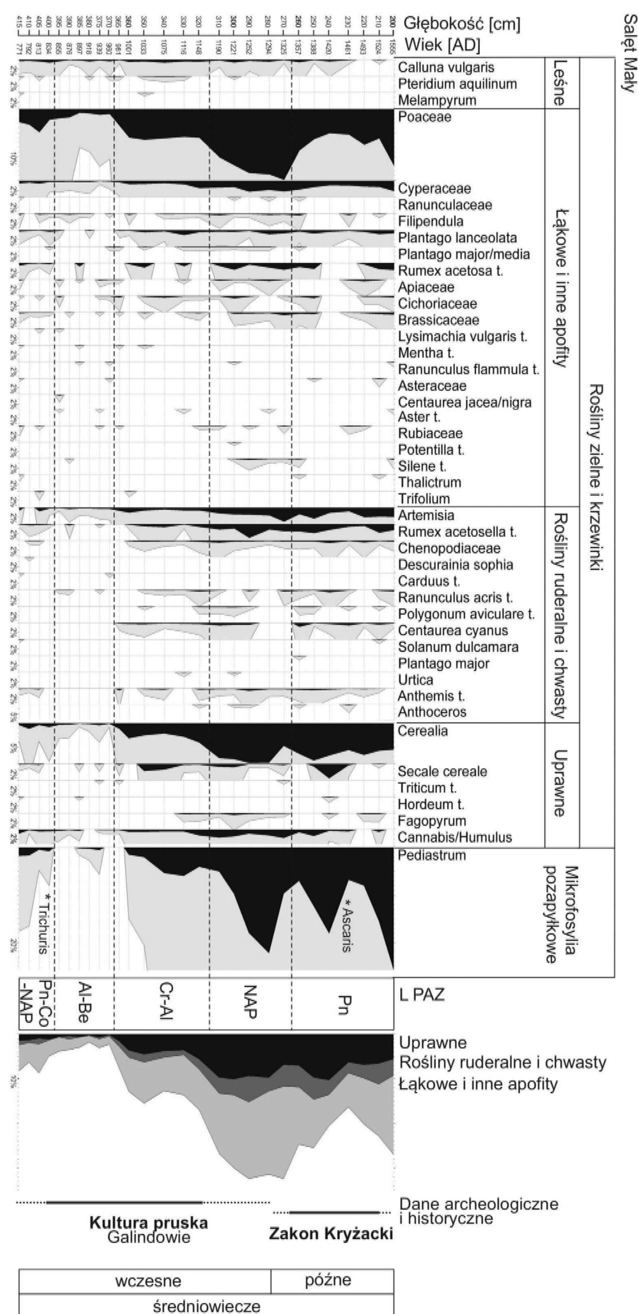



**Ryc. 16.2.** Uproszczony procentowy diagram pyłkowy z jeziora Salęt, prezentujący wybrane krzywe drzew i krzewów

Objaśnienia: Al – *Alnus*, Be – *Betula*, Co – *Corylus*, Pn – *Pinus*, NAP – rośliny zielne, SW – drzewa i krzewy siedlisk wilgotnych

Źródło: badania własne.

***Pinus-Corylus*-NAP** L PAZ (głębokość: 415-400 cm, wiek: 771-834 lat). Znamienną cechą poziomu są dość wysokie udziały *Pinus sylvestris* t. (20-28%) i *Betula alba* t. (25-35%). Wartości *Carpinus betulus* i *Quercus* oscylują wokół 10%. Stosunkowo wysoka jest frekwencja *Tilia cordata* (ok. 2%) i *Ulmus* (ok. 2%), dość niska natomiast *Picea abies* (ok. 1,5%). Krzywa *Alnus* rośnie do 20%. Udział roślin zielnych jest niski i wynosi ok. 7-9%, w tym Poaceae (do 5%), taksony wskaźnikowe łąk i pastwisk (*Rumex acetosa* t., *Plantago lanceolata*) oraz rośliny nitrofilne (*Artemisia*, Chenopodiaceae) i uprawne (*Cerealia* t., *Secale cereale* i *Cannabis/Humulus*). Górną granicę poziomu definiuje gwałtowny wzrost *Betula alba* t.




**Ryc. 16.3.** Uproszczony procentowy diagram pyłkowy z jeziora Sałęt, prezentujący wybrane krzywe roślin zielnych, krzewinek i mikrofosyliów pozapyłkowych

Objaśnienia skrótów jak na Ryc. 16.2

Źródło: badania własne.

***Alnus-Betula*** L PAZ (głębokość: 395-370 cm, wiek: 855-960 lat). Poziom wyróżnia się najniższą frekwencją pyłku roślin zielnych (4-8%) – widoczne są depresje wszystkich taksonów związanych z aktywnością gospodarczą człowieka, w tym: *Cerealia* t., *Plantago lanceolata* i *Artemisia*. Najwyższy jest udział *Betula alba* t. (ok. 40%). Wartości *Pinus sylvestris* t., po znacznym obniżeniu się w dolnej części poziomu do ok. 5%, rosną do ok. 20%. *Carpinus betulus* i *Quercus* nadal oscylują wokół 10%. *Alnus* ma bardzo zmienne wartości (10-18%). Obecne są pojedyncze jaja nicieni z rodzaju *Trichuris*. Górną granicę poziomu wyznacza gwałtowny spadek *Betula alba* t. oraz wzrost *Picea abies*.

***Carpinus-Alnus*** L PAZ (głębokość: 365-320 cm, wiek: 981-1148 lat). Udział *Betula alba* t. spada do 15%. Wartości NAP rosną do 15%, w tym: *Cerealia* t. – do 3%, *Secale cereale* – do 1,5%, *Plantago lanceolata* – do 1,5%, *Rumex acetosella* t. – do 1%. Występują pojedyncze ziarna pyłku *Fagopyrum*. *Cannabis/Humulus* oscyluje wokół 0,5%. W środkowej części poziomu udział *Quercus* na trwale spada do 4%. *Carpinus betulus* ma wyraźne maksima w dolnej i górnej części poziomu (18% i 15%), a w jego środku obniża się do 8%. Frekwencja *Tilia cordata*, *Ulmus* i *Corylus avellana* jest nieco niższa niż w poprzednim poziomie. Wartości *Picea abies* wzrastają z 3% do 6%. Górną granicę poziomu określa spadek *Carpinus betulus* i wzrost NAP.

**NAP** L PAZ (głębokość: 310-270 cm, wiek: 1190-1325 lat). Maksymalny jest udział roślin zielnych (do 33%) – licznie reprezentowane są rośliny łąk i pastwisk (*Rumex acetosa* t., *Plantago lanceolata*) oraz nitrofilne (*Artemisia*, Chenopodiaceae); znaczący jest udział roślin uprawnych (*Cerealia* t. – do 8,5 %, *Cannabis/Humulus* – do 2%, *Secale cereale* – do 1%, *Fagopyrum* – do 0,4%). Spadają udziały procentowe *Carpinus betulus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Alnus* i *Corylus avellana*. Lekko wzrastają wartości *Pinus sylvestris* t. (do 35%) i *Betula alba* t. (do 20%). Bardzo wysokie udziały mają zielenice z rodzaju *Pediastrum* (do 22%). Górną granicę poziomu wyznacza wzrost *Pinus sylvestris* t. i spadek NAP.

***Pinus*** L PAZ (głębokość: 260-200 cm, wiek: 1357-1555 lat). Udział pyłku drzew jest wyższy niż w poprzednim poziomie (75-85%). Dominują *Pinus sylvestris* t. (do 44%) i *Betula alba* t. (12-24%). Dość niski, ale stabilny jest udział *Carpinus betulus*, *Quercus* i *Picea abies* (po ok. 5%). Wartości *Alnus* oscylują między 5% i 12%. Frekwencja NAP niższa niż w poprzednim poziomie (15-25%) – znacznie spada udział Poaceae (5-10%); nadal wysoki jest udział *Cerealia* t. (do 8%); *Cannabis/Humulus* obniża się z 1,4% do 0,5%; obecne są pojedyncze ziarna *Fagopyrum*; ciągłą krzywą formuje *Centaurea cyanus* (do 0,8%); dość licznie reprezentowane są także inne chwasty (*Ranunculus acris*, *Rumex acetosella* t., Chenopodiaceae,

*Anthemis* t.). Występują pojedyncze jaja nicieni z rodzaju *Ascaris*. Maksymalne udziały osiągają zielenice z rodzaju *Pediastrum* (do 26%).

## **16.5.** Dyskusja

Analiza pyłkowa profilu z jeziora Salęt Mały umożliwiła prześledzenie wpływu człowieka na szatę roślinną mikroregionu osadniczego nad jeziorem Salęt w okresie między VIII a XVI wiekiem, obejmującym wczesne i późne średniowiecze. W okresie tym wyznaczono pięć etapów przemian roślinności, charakteryzujących się różnym nasileniem antropopresji – w zapisie palinologicznym każdy z nich reprezentowany jest przez oddzielny poziom pyłkowy (L PAZ). Określenie ram czasowych wydzielonych etapów różni się nieco w porównaniu z wcześniejszym opracowaniem dotyczącym zmian roślinności tego regionu (Szal i in. 2013), w którym datowanie opierało się wyłącznie na korelacji profilu pyłkowego z Salętu z datowanymi radiometrycznie profilami pyłkowymi z jezior Wojnowo i Miłkowskiego (Wacnik i in. 2012).

### **16.5.1.** Wczesne średniowiecze

**Najwcześniejszy etap** wczesnośredniowiecznych zmian środowiska, reprezentowany jest przez lokalny poziom pyłkowy *Pinus*-*Corylus*-NAP i datowany na **ok. 770-850 AD** (Ryc. 16.2, 16.3). Dość wysoki udział pyłku drzew i krzewów wskazuje na znaczne zalesienie obszarów wokół jeziora Salęt. Jednoczesna obecność pyłku taksonów będących wskaźnikami człowieka dowodzi jednak, że w rejonie tym występowały także zbiorowiska antropogeniczne. Dominowały wśród nich łąki i pastwiska (pyłek Poaceae, *Rumex acetosa* t. i *Plantago lanceolata*) oraz zbiorowiska ruderalne (pyłek *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Rumex acetosella* t., *Carduus* t. i *Descurainia sophia*). Ciągła krzywa pyłkowa *Cerealia* t. wskazuje na prowadzenie upraw zbożowych, a ciągła krzywa *Cannabis/Humulus* na uprawę konopi. Jednak ogół powierzchni objętych zabiegami gospodarczymi miał niewielkie rozmiary. W osadach tej fazy znaleziono jaja włosogłówki (*Trichuris*), które reprezentują pasożyty człowieka (*Trichuris trichiura*) lub świni domowej (*T. suuis*). Ich obecność dowodzi występowania siedzib ludzkich i/lub miejsc hodowli świń w bliskiej odległości od badanego jeziora.

Obraz środowiska w rejonie Salętu w okresie od połowy VIII wieku do połowy IX wieku, odtworzony na podstawie zapisu palinologicznego, niezbyt dobrze koresponduje z danymi archeologicznymi, według których już począwszy od VII w.

zaznaczyło się tutaj znaczne osłabienie osadnictwa związane z upadkiem grupy olsztyńskiej (Bitner-Wróblewska 2008; Kowalski 2000). Z drugiej jednak strony, w opracowaniach archeologicznych podkreśla się, że widoczne w ceramice z wczesnego średniowiecza wyraźne nawiązania do ceramiki z okresu wędrówek ludów są argumentem na przetrwanie w okolicy pewnych grup ludzkich. Jedynym dowodem na zasiedlenie rejonu Salętu w IX wieku jest pojedyncze znalezisko: fragment arabskiej monety (dirhama) datowanego na lata 766/767-807/808 z osady w Muntowie (Wróblewski i in. 2003).

**Kolejny etap** wczesnośredniowiecznych przekształceń roślinności jest reprezentowany przez poziom pyłkowy *Alnus-Betula* i obejmuje okres **ok. 850-980 AD** (Ryc. 16.2, 16.3). Wyróżniał się on największym w całym średniowieczu stopniem zalesienia rejonu jeziora Salęt (udział roślin zielnych poniżej 5%). Dowodzi to znacznego zmniejszenia presji osadniczej i porzucenia wielu obszarów, które w poprzednim okresie były użytkowane gospodarczo. Na tereny opuszczone przez człowieka wkroczył las. Z obrazu palinologicznego wynika, że w jego wtórnej sukcesji na terenach porolnych, dominującą rolę odgrywała brzoza. Na uwagę zasługuje też dynamiczny rozwój lasów z udziałem olszy. Prawdopodobnie po poprzedniej fazie osadniczej, drzewo to odzyskało siedliska, które wcześniej były eksploatowane przez człowieka. Chociaż wyniki analizy pyłkowej wskazują na zwarcie pokrywy leśnej, nie można stwierdzić całkowitego zaniku aktywności gospodarczej człowieka w tym okresie. W omawianym odcinku profilu występują sporomorfy roślin zielnych świadczących o obecności osad ludzkich. Stwierdzono też obecność pojedynczych ziaren pyłku żyta, jęczmienia i pszenicy oraz niektórych chwastów dowodzących prowadzenia upraw.

Widoczne w zapisie pyłkowym zdecydowane osłabienie aktywności osadniczej i gospodarczej w rejonie Salętu, trwające od połowy IX wieku, prawie do końca X wieku, nie znajduje potwierdzenia materiałach archeologicznych datowanych na ten okres.

Wyraźne nasilenie gospodarczej działalności człowieka nastąpiło w **trzecim etapie** wczesnośredniowiecznych przekształceń środowiska, datowanym na **około 980-1150 AD**. Jego zapis palinologiczny jest zarejestrowany w poziomie pyłkowym *Carpinus-Alnus*-NAP (Ryc. 16.2, 16.3). W okresie tym miała miejsce silna destrukcja lasów – najpierw wtórnych lasów brzozowych uformowanych w poprzednim okresie na terenach wyłączonych z użytkowania, a w dalszej kolejności – także lasów z udziałem graba i dębu. Odlesienie znacznych terenów było spowodowane potrzebami gospodarczymi, m.in. pozyskaniem gruntów pod pola uprawne (wzrost udziału pyłku *Cerealia* t., *Secale cereale* i *Cannabis*/*Humulus*, początek ciągłej krzywej pyłkowej *Fagopyrum*, podwyższona frekwencja pyłku chwastów polnych)

oraz łąki i pastwiska (wzrost wartości procentowych pyłku Poaceae, Cyperaceae, *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosa* t.). Podwyższony udział zielenic z rodzaju *Pediastrum*, wskazuje na eutrofizację wód jeziora Salęt, która mogła być efektem usytuowania osad ludzkich blisko brzegów zbiornika. Pod koniec tego etapu nastąpiła przejściowa odbudowa drzewostanów grabowych. Ralska-Jasiewiczowa (1964) sugeruje, że, dzięki wyjątkowym zdolnościom regeneracyjnym i przystosowawczym, fitocenozy grabowe mogą bardzo szybko odnawiać się w okresach osłabienia presji człowieka. Zjawisko regeneracji drzewostanów grabowych mogło zachodzić na terenach okresowo uwolnionych spod uprawy.

Nasilenie antropopresji w młodszej części wczesnego średniowiecza dobrze koreluje się z danymi archeologicznymi. Na okres wczesnego średniowiecza datowane są liczne stanowiska z rejonu jeziora Salęt. Do najważniejszych z nich należy grodzisko w Szestnie-Czarnym Lesie, które funkcjonowało na przełomie X i XI wieku. Szersze ramy chronologiczne mają materiały znajdowane w osadach w Ruskiej Wsi, Muntowie, Bożem i Wyszemborku oraz w gródku w Bożem (Manasterski 1998; Nowakiewicz 2002, 2004, 2006, 2008, 2010; Skrok, Kowalski 2003; Waluś 1998; Wróblewski 2000; Wróblewski i in. 2003). Wszystkie te znaleziska należy najprawdopodobniej wiązać z pruskimi ludem Galindów.

### **16.5.2.** Przełom wczesnego i późnego średniowiecza

Zapis palinologiczny **następnego etapu** zmian środowiska w czasie średniowiecza, obejmującego okres **od ok. 1150 do ok. 1350 AD**, jest zawarty w poziomie pyłkowym NAP (Ryc. 16.2, 16.3). Był to okres największego w całym średniowieczu nasilenia antropopresji i największych w całej prehistorii antropogenicznych przekształceń środowiska. Doszło w tym czasie do znacznego odlesienia, w wyniku którego znacząco zmniejszył się zarówno areał mieszanych wielogatunkowych lasów liściastych z udziałem graba, dębu, lipy i jesionu, jak i bagiennych lasów olsowych. W prześwietleniach lasu na najbardziej suchych, piaszczystych siedliskach, rozwinął się wrzos, jałowiec i orlica. Obraz taki był wynikiem ciągłego bardzo intensywnego pozyskiwania terenów otwartych pod uprawy, łąki i pastwiska oraz lokowanie osad. Znaczny spadek wartości procentowych pyłku większości drzew świadczy także o szybko rosnącej potrzebie pozyskania dużo większych niż do tej pory ilości drewna, służącego za materiał konstrukcyjny przy budowie wałów obronnych, grodów, budynków mieszkalnych i gospodarczych oraz środków transportu (wozy, sanie). Drewnem palono też w piecach i paleniskach oraz wytwarzano z niego smołę i dziegieć. Działania gospodarcze sprzyjały dość gwałtownemu powiększeniu areału roślin ruderalnych, uprawnych i chwastów. Nowy system gospodarki rolnej

opierał się w tym czasie przede wszystkim na przemienno-ugorowej uprawie zbóż ozimych i jarych (Biskup i in. 2008). Z danych pyłkowych wynika, że w uprawie były między innymi żyto, pszenica i gryka. Występujące w osadzie ziarna pyłku *Cannabis/Humulus* mogą reprezentować konopie i pośrednio świadczyć o rozwoju produkcji rzemieślniczej związanej głównie z wytwarzaniem lin i sznurów oraz gorszej jakości tkanin. Jednakże równie możliwe jest pochodzenie tych ziaren z chmielu uprawianego w celach browarniczych. Bardzo wysoki udział pyłku Poaceae oraz kulminacje Cyperaceae, *Filipendula*, *Plantago lanceolata* i *Rumex acetosa* t. są dowodem na duże znaczenie hodowli zwierząt, które wymagało rozległych obszarów pastwisk oraz łąk dostarczających pożywienia na zimę. Na szczególną uwagę zasługują obecne w spektrach pyłkowych, reprezentujących omawiany okres, ziarna pyłku Brassicaceae i Apiaceae. W obydwu tych rodzinach występuje wiele gatunków roślin uprawnych, w tym warzywnych i olejodajnych. Można więc przypuszczać, że przynajmniej niektóre ziarna pyłku tych taksonów pochodzą z upraw ogrodowych, zwłaszcza, że w średniowieczu uprawy tego typu odgrywały już znaczącą rolę (Toeppen 1870). Intensywny rozwój gospodarki wpływał na wzrost trofii jeziora, co bardzo dobrze obrazują maksymalne udziały glonów z rodzaju *Pediastrum*.

Znaczne odlesienie Puszczy Galindzkiej w rejonie Salętu w latach 1150-1350 AD i rozszerzenie się obszarów zagospodarowanych przez człowieka, jest odzwierciedleniem gospodarczej prosperity Galindów. W XIII wieku, kiedy Zakon Krzyżacki rozpoczął podbój ziem pruskich, Galindowie zetknęli się z jego potęgą jako jedni z ostatnich. W opozycji do tych wniosków pozostają dane archeologiczne i historyczne. Jak podaje Białuński (1996), na badanym obszarze od XIII wieku do końca XIV wieku przeważała puszcza. Historycy wskazują, że jedną z przyczyn tego stanu rzeczy było wyludnienie rejonu na skutek licznych wojen wewnętrznych (głównie między Galindami i Jaćwingami), prusko-polskich i prusko-krzyżackich. Zjawisko to potwierdzają także wyniki badań archeologicznych, które z tym okresem wiążą jedynie znaleziska z gródka w Bożem, z osady w Ruskiej Wsi i spod kościoła w Szestnie (Auch, Nowakiewicz 2009; Nowakiewicz i Wróblewski 2003; Wróblewski i in. 2003). Wyludnienie Galindii było prawdopodobną przyczyną tego, że na jej terenie, który został opanowany przez Zakon krzyżacki po 1280 roku, akcja osadnicza rozwinęła się dopiero w połowie XIV wiku, mimo, iż omawiany obszar był bogaty w naturalne zasoby (lasy, zwierzyna, ryby), co w późniejszym okresie stało się podstawą jego społeczno-gospodarczego rozwoju (Gancewski 1999; Białuński 1996).

### **16.5.3.** Późne średniowiecze

**Ostatni** z etapów przemian środowiska, reprezentowany przez poziom pyłkowy *Pinus*, wydatowano na **ok. 1350-1550 AD** (Ryc. 16.2, 16.3). Skala przekształceń środowiska była w tym czasie wyraźnie mniejsza niż w poprzednim okresie. Z sumarycznej wartości pyłku drzew wynika, że powiększył się areał zbiorowisk leśnych. Mogło to być efektem zmniejszenia się roli hodowli zwierząt domowych i, co za tym idzie, ograniczenia powierzchni łąk i pastwisk (depresje pyłku Poaceae i większości taksonów roślin będących wskaźnikami tego typu zbiorowisk). Na obszarach wyłączonych z użytkowania, mocno rozprzestrzeniła się sosna (wysoka kulminacja pyłku *Pinus sylvestris* t.). Niskoprocentowa obecność pyłku *Juniperus communis*, widoczna w dolnej części poziomu pyłkowego, potwierdza rozwój borów na najbardziej suchych i piaszczystych siedliskach w otoczeniu Salętu. Antropogeniczny charakter rozprzestrzeniania się jałowca, mógł wynikać z jego cech jako gatunku pionierskiego, przez co z łatwością wkraczał na opuszczone grunty popasterskie (Faliński 1998). Równie duży udział sosny w drzewostanach odnotowano w tym czasie w całej północno-wschodniej Polsce (np. Latałowa i in. 2004; Wacnik i in. 2012; Wacnik i Karczewski 2013).

Zapis palinologiczny wskazuje natomiast na równie intensywną jak wcześniej uprawę zbóż w bezpośrednim sąsiedztwie Salętu (wysokie wartości procentowe *Cerealia* t. i *Secale cereale*, obecność *Centaurea cyanus* – chwastu upraw zbożowych). Nadal dość duża była też powierzchnia zbiorowisk synantropijnych z dużym udziałem bylicy i komosowatych.

W spektrum pyłkowym odnotowano jaja przetrwalnikowe glisty (*Ascaris lumbricoides* lub *A. suum*). Szczątki tych nicieni pasożytujących w jelitach człowieka i/lub świni dostały się do jeziora najpewniej wraz ze ściekami bytowymi pochodzącymi z gospodarstw i świadczą o funkcjonowaniu osad ludzkich w bliskim sąsiedztwie Salętu.

Wyższe niż w poprzednim okresie udziały procentowe pyłku drzew i krzewów oraz znaczny spadek wartości pyłku roślin łąkowych są odzwierciedleniem rozrzedzenia osadnictwa i osłabienia aktywności gospodarczej lokalnych grup ludności. Jak można przypuszczać, wynikało to z wyniszczenia części miejscowej ludności staropruskiej podczas kolonizowania Galindii przez Krzyżaków. Proces zakładania nowych wsi nie przebiegał jednak w tej części Mazur zbyt szybko. Prawdopodobne wydaje się, że wyłączenie tego obszaru z użytkowania było świadomą działalnością Krzyżaków, zmierzającą do stworzenia pasa bezludnej, trudnej do przekroczenia puszczy przy granicy państwa zakonnego (Białuński 1996). Niemniej z danych źródłowych wynika, że w połowie XIV wieku doszło do wzmożenia akcji osadniczej

w badanym rejonie, co przyniosło efekt w postaci powstania wielu istniejących do dzisiaj wsi oraz Mrągowa (miasto zostało lokowane w 1404 lub 1407 roku – Scheu 1936) (Biskup i Labuda 1988, tam dalsza literatura). Szczególnie intensywna akcja kolonizacyjna prowadzona była jednak dopiero po zawarciu pokoju pomiędzy Polską, Litwą i Zakonem Krzyżackim w roku 1422 i kontynuowana z przerwami aż do końca XVI wieku.

## **16.6.** Wnioski

1. Uzyskane dane pyłkowe dowodzą, że proces niszczenia Puszczy Galindzkiej nie był w rejonie Salętu wyłączną „zasługą” Krzyżaków. Rozpoczął się on tutaj na dużą skalę jeszcze w czasach przedkrzyżackich, a pierwsze wielkoobszarowe odlesienia, połączone z intensywnym rozwojem antropogenicznych zbiorowisk otwartych (pola uprawne, łąki i pastwiska, zespoły ruderalne), miały miejsce już pod koniec X wieku i były udziałem pruskich Galindów.
2. Antropogeniczne zbiorowiska roślinne osiągnęły maksimum swojego średniowiecznego rozprzestrzenienia w młodszej części wczesnego średniowiecza, w okresie od ok. 1150 do ok. 1350 AD. Znacznemu wyniszczeniu przez Galindów uległy w tym czasie prawie wszystkie typy lasu. Powstałe wtedy wielkoobszarowe wylesienia miały charakter trwały – wiele z nich przetrwało najprawdopodobniej jako obszary bezleśne aż do dziś. Dane te są sprzeczne z informacjami archeologicznymi o załamaniu się osadnictwa rejonu jeziora Salęt w XII-XIII wieku.
3. W świetle uzyskanych danych pyłkowych, ziemie Galindów w momencie rozpoczęcia ich kolonizacji przez Krzyżaków, nie były ani zalesione, ani wyludnione, jak sugerują źródła historyczne oraz dane archeologiczne. Na ziemiach tych kwitło osadnictwo i gospodarka, a Puszcza Galindzka w wielu miejscach już wtedy była definitywnie wyniszczona.
4. Kolonizacja krzyżacka Galindii prawdopodobnie przyczyniła się do zdziesiątkowania Galindów, co skutkowało rozrzedzeniem osadnictwa w rejonie Salętu w okresie od ok. 1350 do ok. 1450 AD i doprowadziło do częściowej odbudowy lasu, którego głównym składnikiem stała się sosna.
5. W drugiej połowie XV wieku rozpoczął się kolejny etap stopniowego nasilania antropopresji, który trwał aż do końca średniowiecza. Najprawdopodobniej

odzwierciedla on, prowadzoną przez Zakon Krzyżacki, akcję kolonizacyjną i intensywną eksploatację zasobów leśnych.

6. Rozbieżności między danymi palinologicznymi i archeologicznymi, odnoszącymi się głównie do XII i XIII wieku, wymagać będą dalszych studiów paleoekologiczno-archeologicznych, które powinny się skupić przede wszystkim na bardziej precyzyjnym datowaniu zarówno zdarzeń zapisanych w profilu pyłkowym, jak i znalezisk archeologicznych.

## Podziękowania

Badania zostały dofinansowane przez Narodowe Centrum Nauki (projekty badawcze nr NN 304 280 540 i DEC-2011/01/B/HS3/04167).

## Literatura

Auch M., Nowakiewicz T. 2009. Ruska ceramika z Ruskiej Wsi. Przyczynek do studiów nad interregionalnymi kontaktami we wczesnośredniowiecznych Prusach. [W:] Bitner-Wróblewska A., Iwanowska G. (red.), Bałtowie i ich sąsiedzi. Marian Kaczyński in memoriam. Seminarium Bałtyjskie 2. PMA, Warszawa, 481-493.

Berglund B. E., Ralska-Jasiewiczowa M. 1986. Pollen analyses and pollen diagrams. [W:] Berglund B. E. (red), Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology. Wiley, Chichester, 455-484.

Białuński G. 1996. W sprawie lasów i leśnictwa w południowo-wschodnich Mazurach od XIV do początku XVIII wieku. KMW, 3: 433-447.

Biskup M., Labuda G. 1988. Dzieje Zakonu Krzyżackiego w Prusach. Wyd. Morskie, Gdańsk.

Biskup M., Czaja R., Długokęcki W., Dygo M., Jóźwiak S., Radzimiński A., Mandecki J. 2008. Państwo zakonu krzyżackiego w Prusach. Władza i społeczeństwo. Państwowe Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.

Bitner-Wróblewska, A. 2008. Observers or participants? The Balts during turbulent epoch. [W:] Niezabitowska-Wiśniewska B, Juściński M, Łuczkiewicz P, Sadowski S (red.), The turbulent epoch. New materials from the Late Roman Period and the Migration Period. Monumenta Studia Gothica V, Lublin, 97-112.

Faegri K., Iversen J. 1989. Textbook of pollen analysis (4th edition by Faegri K., Kaland P.E., Krzywinski K.). Wiley, Chichester.

Faliński J. B. 1998. Dioecious woody pioneer species (*Juniperus communis, Populus tremula, Salix* sp. div.) in the secondary succession and regeneration. Phytocoenosis 10, Suppl. Cartogr. Geobot. 8: 1-156.

Filbrandt-Czaja A. 2000. Vegetation changes in the surroundings of Lake Dgał Wielki in the light of pollen analysis. [W:] Kola A. (red.), Studies in Lake Dwellings of West Baltic Barrow Culture. UMK, Toruń, 89-99.

Gancewski J. 1999. Lokacja i ustrój Mrągowa. Mrągowskie Studia Humanistyczne, 1: 8-12.

Jańczak J. 1999. Atlas Jezior Polski, tom 3. IMGW, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań.

Kowalski J. 2000. Chronologia grupy elbląskiej i olsztyńskiej kręgu zachodniobałtyjskiego (V-VII w.). Zarys problematyki. Barbaricum, 6: 203-266.

Latałowa M., Tobolski K., Nalepka D. 2004. *Pinus* L. subgenus *Pinus* (subgen. Diploxylon (Koehne) Pilger) – Pine. [W:] Ralska-Jasiewiczowa M., Latałowa M., Wasylikowa K., Tobolski K., Madeyska E., Wright H.E. Jr., Turner Ch. (red.), Isopollen history of trees and shrubs. Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 165-178.

Manasterski D. 1998. Ślady osadnictwa wczesnośredniowiecznego na stanowisku II w Wyszemborku, woj. Olsztyńskie. [W:] Buko A. (red.), Studia z dziejów cywilizacji. Studia ofiarowane Jerzemu Gąssowskiemu w pięćdziesiątą rocznicę pracy naukowej. Instytut Archeologii UW, Warszawa, 161-166.

Nalepka D., Walanus A. 2003. Data processing in pollen analysis. Acta Palaeobot., 43(1): 125-134.

Nowakiewicz T. 2002. Wstępne uwagi na temat pogranicza Galindii i Barcji we wczesnym średniowieczu. [W:] Karczewska M., Karczewski M. (red.), Badania archeologiczne w Polsce północno-wschodniej i na zachodniej Białorusi w latach 2000-2001. Materiały z konferencji, Białystok 6-7 grudnia 2001 roku. UwB, Białystok, 311-320.

Nowakiewicz T. 2004. Piłkalnia nad Boskim jeziorem. O „wysokich domach" wczesnośredniowiecznych Prusów (na przykładzie północnej Galindii). Barbaricum, 7: 275-290.

Nowakiewicz T. 2006. Galindia in the Viking Age – New Shape of the Culture. [W:] Bertašius M. (red.), Transformatio Mundi. The Transition from the Late Migration Period to the Early Viking Age in the East Baltic. University of Technology Department of Philosophy and Cultural Science, Kaunas, 161-172.

Nowakiewicz T. 2008. „Pulko Czarny Las" – wczesnośredniowieczny system osadniczy w północnej Galindii. [W:] Buko A., Duczko W. (red.), Przez granice czasu. Księga jubileuszowa poświęcona Profesorowi Jerzemu Gąssowskiemu. Wyższa Szkoła Humanistyczna im. A. Gieysztora, Pułtusk, 129-143.

Nowakiewicz T. 2010. Some remarks on settlement systems of Early Medieval Prussians. The case of northern Galindia. [W:] Lund Hansen U., Bitner-Wróblewska A. (red.), Worlds Apart? Contacts across the Baltic See in the Iron Age. Network Denmark-

Poland, 2005–2008. Nordiske Fortidsminder. Seria C. Det Kongelige Nordiske Oldskriftselskab, PMA, København-Warszawa, 7: 487-504.

Nowakiewicz T., Wróblewski W. 2003. „Legenda galindzka" Piotra z Dusburga w świetle badań archeologicznych. [W:] Bursche A., Ciołek R. (red.), Antyk i barbarzyńcy. Księga dedykowana profesorowi Jerzemu Kolendo w siedemdziesiątą rocznicę urodzin. Instytut Archeologii UW, Warszawa, 313-322.

Nowakowski W. 1995. Od Galindai do Galinditae. Z badań nad pradziejami bałtyjskiego ludu z Pojezierza Mazurskiego. Barbaricum 4.

Okulicz J. 1973. Pradzieje ziem pruskich od późnego paleolitu do VII w. n.e. Zakład Narodowy im. Ossolińskich, Wrocław.

Ralska-Jasiewiczowa M. 1964. Correlation between the Holocene history of the *Carpinus betulus* and prehistoric settlement in North Poland. Acta Soc. Bot. Pol., 33(2): 461-468.

Scheu E. 1936. Ostpreussen eine wirtschaftsgeographische landeskunde. Pädagogische Verlagsgemeinschaft Ostpreussen, Königsberg.

Skrok Z., Kowalski J. 2003. Wyniki sondażowych badań archeologicznych grodziska w Szestnie-Czarnym Lesie, pow. Mrągowo. [W:] Wróblewski W. (red.), Studia Galindzkie, Instytut Archeologii UW, Warszawa, 1: 149-155.

Szal M., Kupryjanowicz M., Wyczółkowski M. 2013. Wpływ długotrwałej antropopresji na roślinność mikroregionu osadniczego nad jeziorem Salęt (Pojezierze Mrągowskie) – wstępne wyniki. *[W:]* Ciecierska H., Hołdyński C. (red.), Interdyscyplinarne i aplikacyjne znaczenie nauk botanicznych: Dziedzictwo przyrodnicze Warmii, Mazur i Powiśla. Przewodnik do warsztatów terenowych 56 Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego. Olsztyn, 24-30 czerwca 2013. Wyd. Mantis, Olsztyn, 325-338.

Szymański P. 2005. Mikroregion osadniczy z okresu wpływów rzymskich w rejonie jeziora Salęt na Pojezierzu Mazurskim. Światowit Supplement Series P: Prehistory and Middle Ages, t. 10, Instytut Archeologii UW, Warszawa.

Szymański P. 2007. Stan badań nad osadami kultury bogaczewskiej. [W:] Bitner-Wróblewska A. (red.), Kultura bogaczewska w 20 lat później. Materiały z konferencji, Warszawa, 26-27 marca 2003, Seminarium Bałtyjskie 1. PMA, Stowarzyszenie Naukowe Archeologów Polskich, Oddział w Warszawie, Warszawa, 167-187.

Toeppen M. 1870. Geschichte Masurens. Ein Beitrag zur Prussischen Landes- und Kulturgeschichte, Danzig (Wyd. w języku polskim: Toeppen M., Historia Mazur. Przyczynek do dziejów krainy i kultury pruskiej, w przekładzie M. Szymańskiej-Jasiskiej, Olsztyn 1995).

Wacnik A., Goslar T., Czernik J. 2012. Vegetation changes caused by agricultural societies in the Great Mazurian Lake District. *Acta* Palaeobot., 52(1): 59-104.

Wacnik A., Karczewski M. 2013. Przemiany roślinności a działalność społeczności rolniczych w rejonie Staświn na Pojezierzu Mazurskim (północno-wschodnia Polska) [W:]

Ciecierska H., Hołdyński C. (red.), Interdyscyplinarne i aplikacyjne znaczenie nauk botanicznych: Dziedzictwo przyrodnicze Warmii, Mazur i Powiśla. Przewodnik do warsztatów terenowych 56 Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego. Olsztyn, 24-30 czerwca 2013. Wyd. Mantis, Olsztyn, 351-364.

Walanus A., Nalepka D. 2004. Integration of Late Glacial and Holocene pollen data from Poland. Ann. Soc. Geol. Polon., 74(3): 285-294.

Waluś A. 1998. Wczesnośredniowieczny toporek miniaturowy z Galindii. [W:] Buko A. (red.), Studia z dziejów cywilizacji. Studia ofiarowane Jerzemu Gąssowskiemu w pięćdziesiątą rocznicę pracy naukowej. Instytut Archeologii UW, Warszawa, 157-159.

Wróblewski W. 2000. *Ossa cremata*. Obrządek pogrzebowy Galindów we wczesnym średniowieczu w świetle znalezisk na grodzisku w Szestnie-Czarnym Lesie. Światowit 43, fasc. B: 268-285.

Wróbewski W., Nowakiewicz T., Bogucki M. 2003. *Terra desolata*. Wczesnośredniowieczna Galindia w świetle badań mikroregionu jeziora Salęt. [W:] Wróblewski W. (red.), Studia Galindzkie, Warszawa, 1: 157-174.

# 17 Występowanie grzybów i organizmów grzybopodobnych w rzece Świsłocz w profilu granicznym z Białorusią w Bobrownikach

Bożena **Kiziewicz** / Paulina **Pawłowska**

Uniwersytet Medyczny w Białymstoku
Zakład Biologii Ogólnej

ul. A. Mickiewicza 2C, 15-222 Białystok
e-mail: bozena.kiziewicz@umb.edu.pl

## Streszczenie

Grzyby są powszechnie obecne w wodach śródlądowych i mają ogromne znaczenie w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych. Pełnią znaczącą rolę w zbiornikach wodnych; są źródłem pożywienia dla licznych bezkręgowców i mineralizują materię organiczną. Badanie występowania grzybów i organizmów grzybopodobnych w wodach śródlądowych ma duże znaczenie w aspekcie sanitarnym i epidemiologicznym, ponieważ umożliwia ono rejestrowanie grzybów potencjalnie patogenicznych dla zwierząt i człowieka.

Celem badań prezentowanych w artykule było oznaczenie grzybów w wodzie rzeki Świsłocz, w profilu granicznym z Białorusią w Bobrownikach. Do izolowania grzybów z próbek wody zastosowano metodę przynęt. Przynętami były skóra węża, ikra oraz nasiona konopi.

W badanych próbkach wody pobranej z poszczególnych stanowisk na rzece Świsłocz stwierdzono łącznie 30 gatunków grzybów, w tym 7 gatunków należało do grzybów właściwych (Fungi): Chytridiomycetes (4 gatunki), grzyby anamorficzne (2) i Zygomycetes (1) oraz 23 gatunki tzw. organizmów grzybopodobnych, przedstawicieli klasy Oomycetes. Najwięcej gatunków stwierdzono na stanowisku w Ozieranach Małych – 16, nieco mniej w Mostowlanach i Bobrownikach, odpowiednio – 15 i 14. Spośród zidentyfikowanych gatunków do grzybów stanowiących zagrożenie w gospodarce rybackiej zaliczono *Achlya debaryana*, *Aphanomyces laevis, Saprolegnia ferax* i *S. monoica* var *glomerata*. Do potencjalnie chorobotwórczych dla człowieka grzybów należały: *Aspergillus niger, Catenophlyctis variabilis* oraz *Candida tropicalis*. Taksonami pospolitymi, stwierdzonymi we wszystkich stanowiskach rzeki, były: *Achlya dubia, A. polyandra, Aphanomyces laevis*, *Catenophlyctis variabilis, Myzocytium zoophthorum*, *Nowakowskiella elegans, Saprolegnia ferax* i *S. parasitica*.

Skład gatunkowy grzybów i organizmów grzybopodobnych, stwierdzonych w ramach obecnych badań w Świsłoczy, może być wykorzystany do ustalania wskaźników biologicznych niezbędnych do oceny stanu czystości i zanieczyszczeń wód powierzchniowych.

**Słowa kluczowe:** grzyby, rzeka Świsłocz, Bobrowniki

## **17.1.** Wstęp

Grzyby i organizmy grzybopodobne stanowią obszerną, różnorodną i rozpowszechnioną grupę organizmów ekosystemów wodnych. Występują w różnego typu zbiornikach, zarówno w wodach słodkich, jak i słonych, w wodach płynących (lotycznych): źródłach, potokach, strumieniach, rzekach, kanałach i rowach, oraz w wodach stojących (lenitycznych): bagnach, stawach i jeziorach. Są one biotycznym składnikiem hydroekosystemów i stanowią ważne ogniwo w łańcuchu przemian troficznych w biocenozie wód (Lampert i Sommer 1996).

Większość z nich należy do saprotrofów, rozkładających martwą materię organiczną, zarówno pochodzenia roślinnego, jak i zwierzęcego, wytworzoną w zbiornikach lub naniesioną z zewnątrz (Batko 1975; Müller i Loefller 1987; Dick 2001). Podstawową rolę w rozkładzie, znajdującej się w wodzie, materii organicznej, spełniają drobnoustroje. Dzięki saprotrofom takim jak bakterie, a w mniejszym stopniu również dzięki grzybom, możliwe jest unieszkodliwienie i zmineralizowanie większości zanieczyszczeń znajdujących się w zbiornikach wodnych. Grzyby biorą udział w procesach samooczyszczania wód, dzięki czemu w znacznym stopniu w sposób naturalny zapobiegają procesom eutrofizacji.

Niektóre z nich są pasożytami roślin, zwierząt i człowieka, wykorzystującymi organizm żywiciela i najczęściej oddziałującymi na niego szkodliwie (Batko 1975; Kowszyk-Gindifer i Sobiczewski 1986; Massoud 2012).

W związku z postępującym zanieczyszczeniem wód powierzchniowych różnymi związkami chemicznymi, będącymi głównie wytworem działalności człowieka, jak też czynnikami naturalnymi, zainteresowanie badaniami grzybów w ekosystemach wodnych stale wzrasta.

Do tej pory monitorowano wiele rzek województwa podlaskiego, ale nie były to rzeki graniczne. Celem obecnych badań było oznaczenie grzybów i organizmów grzybopodobnych w wodzie rzeki Świsłocz, w profilu granicznym z Białorusią – w Bobrownikach. Analiza różnorodności gatunkowej grzybów na tle uwarunkowań środowiskowych umożliwiła ocenę stanu sanitarno-epidemiologicznego tej rzeki.

## **17.2.** Teren badań

Rzeka Świsłocz jest największą rzeką w Gminie Gródek i należy do niezwykle atrakcyjnych terenów o typowo wykształconej dużej niszy. Świsłocz jest lewobrzeżnym dopływem Niemna. Jej źródła i ujście znajdują się w Białorusi. Długość rzeki wynosi 126,2 km. Świsłocz, od ujścia rzeki Jałówki (98 km), jest rzeką graniczną,

ponieważ przez cały swój bieg na terytorium Polski płynie wzdłuż granicy kraju. W Polsce znajduje się fragment jej lewej części dorzecza. Na wysokości miejscowości Ozierany Małe (64,5 km) rzeka ponownie wypływa na teren Białorusi. Świsłocz nigdy nie była regulowana, ma ona charakter naturalnej, silnie meandrującej rzeki nizinnej. Szerokość jej waha się od 8 do 25 m, a głębokość od 0,4 do 1,8 m. Dno rzeki, na przeważających odcinkach, jest muliste i mulisto-piaszczyste. Występują także odcinki rzeki o dnie o twardym podłożu żwirowym i żwirowo-kamienistym. Na całej długości biegu Świsłoczy otoczenie stanowią łąki i mokradła, natomiast drzewa nad brzegami występują nielicznie (www.pzw.bialystok.pl/index.php?option=com...rzeka).

W zlewni rzeki Świsłocz istnieją źródła zanieczyszczeń i są to głównie ścieki socjalno-bytowe. W celu minimalizacji wpływu zanieczyszczeń na zlewnię rzeki Świsłocz oraz przyległe do niej grunty, stosuje się zabieg oczyszczania ścieków w wybudowanej niedawno, mechaniczno-biologicznej oczyszczalni ścieków na przejściu granicznym w Bobrownikach. Oczyszczone nowoczesną technologią ścieki, trafiają ponownie do rzeki i wód gruntowych. Próbki wody pobrano z trzech stanowisk na rzece, w miejscowościach: Mostowlany, Bobrowniki – punkt graniczny i Ozierany Małe.

## **17.3.** Metody

W celu przeprowadzenia badań mykologicznych, pobierano próbki wody powierzchniowej, sezonowo wiosną i jesienią w roku 2012.

W warunkach laboratoryjnych izolowano grzyby i organizmy grzybopodobne z wody rzeki Świsłocz w profilu granicznym z Białorusią – w Bobrownikach. Do izolowania grzybów z wody rzeki Świsłocz zastosowano metodę przynęt. Jako przynęt używano wysuszonych nasion konopi siewnych (*Cannabis sativa* L.), skóry zaskrońca zwyczajnego (*Natrix natrix* L.) oraz ikry karasia pospolitego (*Carassius carassius* L.).

Wodę pobraną z poszczególnych stanowisk na rzece, w sterylnych pojemnikach przewożono do laboratorium Zakładu Biologii Ogólnej Uniwersytetu Medycznego w Białymstoku. Następnie wodę z pojemników przelewano do sterylnych zlewek o pojemności 0,6 $dm^3$ i dodawano przynęty. Zlewki z badanym materiałem przechowywano w pracowni mykologicznej Zakładu, w temperaturze pokojowej.

Po upływie trzech dni przeprowadzano pierwsze, a po 30 dniach ostatnie badania makro- i mikroskopowe izolowanych z wody powierzchniowej i wyhodowa-

nych na przynętach grzybów i organizmów grzybopodobnych. Stwierdzone mikroskopowo na nasionach roślin (konopie siewne) lub przynętach zwierzęcych (skóra węża zaskrońca i ikra karasia pospolitego) grzybnie, wraz z przynętą były następnie przenoszone do wysterylizowanych szalek Petriego z wodą destylowaną. Kolonizowane grzybnią przynęty przeglądano wielokrotnie pod mikroskopem optycznym. Obserwowano strzępki, poszczególne stadia rozwojowe grzybów: stadia rozmnażania bezpłciowego: sporogenezę – zarodnie i zarodniki, stadia rozmnażania płciowego: gameto genezę, gametangia żeńskie – lęgnie i gametangia męskie – plemnie, natomiast w przypadku grzybów pleśniowych i drożdży, obserwowano strzępki, psudostrzępki, konidiofory i konidia. Na podstawie cech morfologicznych, grzyby i organizmy grzybopodobne identyfikowano odpowiednio do gatunku, posługując się kluczami identyfikacyjnymi Dutki (1974), Batki (1975), Fassatiovej (1983), Seymoura i Fullera (1987), Dicka (1990, 2001), Zaremby i Borowskiego (2001) oraz Johnsona i in. (2002).

## **17.4.** Wyniki

W badanych próbkach wody pobranej z poszczególnych stanowisk w rzece Świsłocz, stwierdzono łącznie 30 gatunków, w tym 7 gatunków grzybów właściwych (Fungi) należących do Chytridiomycetes (4 gatunki), grzybów anamorficznych (2) i Zygomycetes (1) oraz 23 gatunki należące do tzw. organizmów grzybopodobnych, przedstawicieli klasy Oomycetes (Tab. 17.1, Ryc. 17.1-17.3). Spośród zidentyfikowanych gatunków, do organizmów grzybopodobnych stanowiących zagrożenie w gospodarce rybackiej, zaliczono: *Achlya debaryana, Aphanomyces laevis, Saprolegnia ferax* i *S. monoica* var *glomerata*.

**Tabela 17.1.** Skład gatunkowy grzybów i organizmów grzybopodobnych izolowanych z rzeki Świsłocz w profilu granicznym z Białorusią – w Bobrownikach (okres badania: kwiecień i listopad 2012 roku)

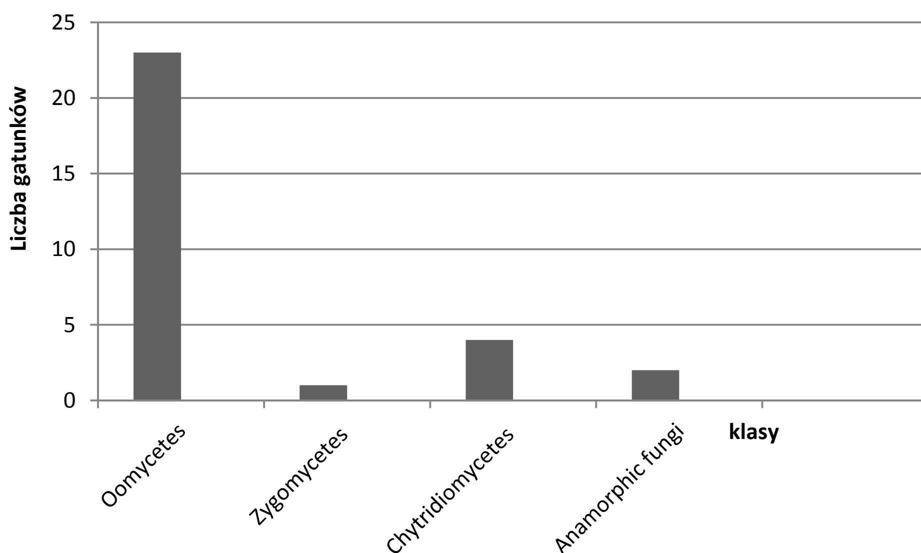
| Klasyfikacja (królestwo, klasa, rząd, gatunek) | Stanowiska na rzece Świsłocz | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Ozierany Małe | | Bobrowniki | | Mostowlany | | Razem | |
| | Kwiecień | Listopad | Kwiecień | Listopad | Kwiecień | Listopad | Kwiecień | Listopad |
| Fungi | | | | | | | | |
| Ascomycetes | | | | | | | | |
| Eurotiales | | | | | | | | |
| 1. *Aspergillus niger* Thieghem | x | x | | | | x | x | x |
| Chytridiomycetes | | | | | | | | |
| Blastocladiales | | | | | | | | |
| 2. *Catenophlyctis variabilis* (Karling) Karling | x | x | x | x | x | x | x | x |
| Chytridiales | | | | | | | | |
| 3. *Karlingia rosea* (de Bary) et Woronin) Johanson | | x | x | x | | | x | x |
| 4. *Nowakowskiella elegans* (Nowak.) Schr. | x | | x | | x | | x | |
| 5. *Phlyctochytrium aureliae* Ajello | | | | | x | | x | |
| Saccharomycetes | | | | | | | | |
| Saccharomycetales | | | | | | | | |
| 6. *Candida tropicalis* Castellani (Berkhot) | | | | | | x | | x |
| Zygomycetes | | | | | | | | |
| Mucorales | | | | | | | | |

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 7. *Mucor hiemalis* Wehmer | | x | | | | | | x |
| Chromista | | | | | | | | |
| Oomycetes | | | | | | | | |
| Leptomitales | | | | | | | | |
| 8. *Leptomitus lacteus* Agardh | x | | | | x | x | x | x |
| Pythiales | | | | | | | | |
| 9. *Myzocytium zoophthorum* Sparrow | x | | x | x | x | x | x | x |
| 10. *Pythium aquatile* Höhnk | | | | | x | | | x |
| 11. *Py. butleri* Subramaniam | x | | | | | | x | |
| 12. *Py. debaryanum* Hesse | x | | | | | | x | |
| 13. *Py. helicandrum* Drechsler | x | | | | | | x | |
| 14. *Py. inflatum* Matthews | | | | x | | | | x |
| 15. *Py. rostratum* Butler | | | | x | x | x | x | x |
| 16. *Py. undulatum* Petersen | | | | x | | | | x |
| Saprolegniales | | | | | | | | |
| 17. *Achlya americana* Humphrey | x | | | | x | | x | |
| 18. *Ac. debaryana* Humphrey | | | x | x | | | x | x |
| 19. *Ac. dubia* Coker | | x | | x | x | | x | x |
| 20. *Ac. orion* Coker | | | x | | | x | | x |
| 21. *Ac. polyandra* Hildebrand | | x | | x | x | x | x | x |
| 22. *Ac. treleaseana* (Humphr.) Kauffm. | | | | | x | | x | |
| 23. *Aphanomyces irregularis* Scott | | | | | x | | x | |
| 24. *Ap. laevis* de Bary | x | x | x | x | x | x | x | x |

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 25. *Dictyuchus magnusii* Lindst. | x | x | | | | | x | x |
| 26. *D. monosporus* Leitgeb | x | x | x | x | | | x | x |
| 27. *Saprolegnia anisospora* de Bary | x | x | x | x | | | x | x |
| 28. *S. ferax* (Gruith) Thuret | x | x | x | x | x | x | x | x |
| 29. *S. monica* var *glomerata* Tiesenh | x | x | | | | | x | x |
| 30. *S. parasitica* Coker | x | x | x | x | x | x | x | x |
| Całkowita liczba gatunków oznaczona w kwietniu i w listopadzie, 2012 roku | 16 | 13 | 11 | 14 | 15 | 11 | 24 | 22 |

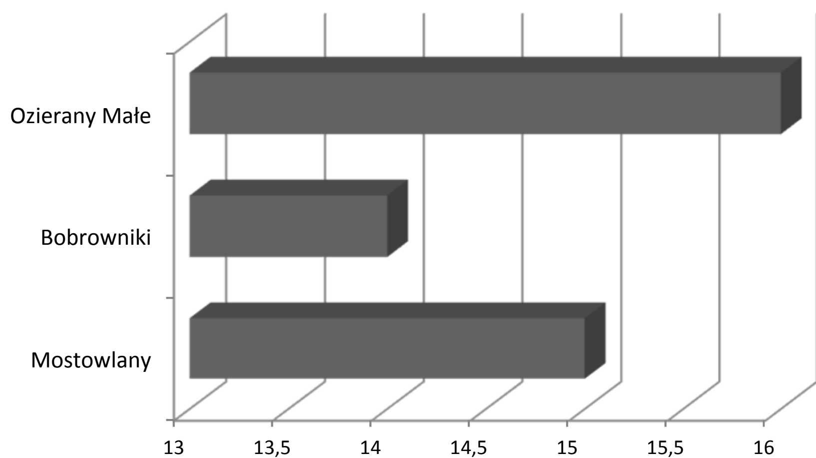
Źródło: badania własne.

Do potencjalnie chorobotwórczych dla człowieka grzybów należały: *Aspergillus niger, Catenophlyctis variabilis* oraz *Candida tropicalis*. Najwięcej gatunków stwierdzono na stanowisku w Ozieranach Małych – 16, nieco mniej w Mostowlanach i Bobrownikach, odpowiednio – 15 i 14, przy czym najwięcej gatunków stwierdzono na stanowisku w Ozieranach Małych (16) wiosną, a najmniej na stanowisku w Bobrownikach (11) również wiosną oraz na stanowisku w Mostowlanach (11) – jesienią 2012 roku. Taksonami pospolitymi, stwierdzonymi na wszystkich stanowiskach rzeki, były: *Achlya dubia*, *A. polyandra, Aphanomyces laevis*, *Catenophilctis variabilis, Myzocytium zoophthorum*, *Nowakowskiella elegans, Saprolegnia ferax* i *S. parasitica*. Analiza hydrochemiczna wody wykazała, że rzeka ta jest rzeką znacznie zeutrofizowaną i wykazuje ogólną IV klasę czystości.



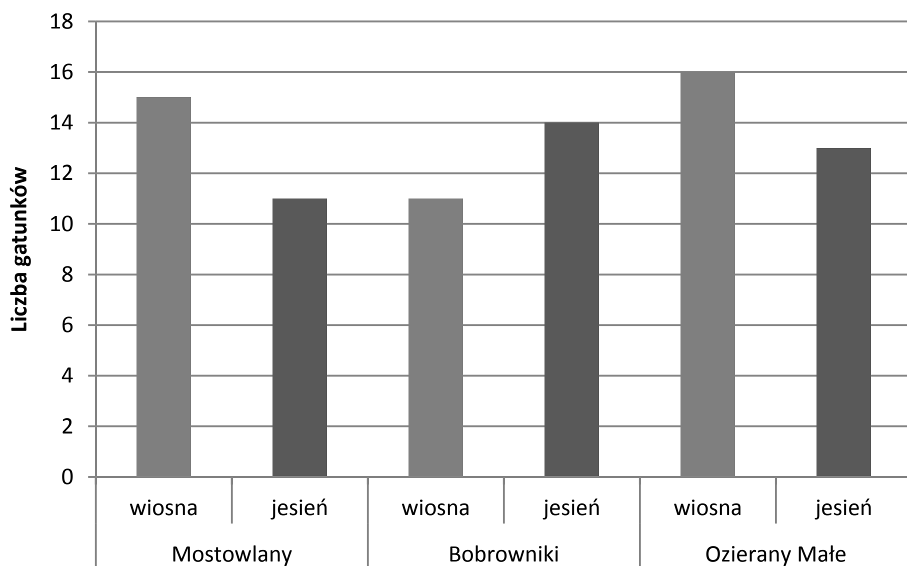

**Ryc. 17.1.** Liczba gatunków grzybów i organizmów grzybopodobnych z podziałem na klasy oznaczonych w rzece Świsłocz

Źródło: badania własne.




**Ryc. 17.2.** Liczba gatunków grzybów i organizmów grzybopodobnych oznaczonych na poszczególnych stanowiskach rzeki Świsłocz

Źródło: badania własne.




**Ryc. 17.3.** Liczba gatunków grzybów i organizmów grzybopodobnych oznaczonych wiosną i jesienią 2012 roku na poszczególnych stanowiskach rzeki Świsłocz

Źródło: badania własne.

## **17.5.** Dyskusja

Grzyby są biologiczną częścią ekosystemów wodnych, w znaczny sposób wpływając na środowisko naturalne i jego modyfikację.

Przeprowadzone badania pozwoliły na ustalenie składu gatunkowego grzybów i organizmów grzybopodobnych na trzech stanowiskach rzeki Świsłocz, w profilu granicznym z Białorusią – w Bobrownikach. Najwięcej gatunków stwierdzono na stanowisku w Ozieranach Małych – 16, nieco mniej w Mostowlanach i Bobrownikach, odpowiednio: 15 i 14, przy czym najwięcej gatunków stwierdzono na stanowisku w Ozieranach Małych (16) wiosną, a najmniej w na stanowisku w Bobrownikach (11) – również wiosną, oraz na stanowisku w Mostowlanach (11) – jesienią 2012 roku.

Na podstawie badań wykonanych przez Wojewódzki Inspektorat Ochrony Środowiska w Białymstoku, rzeka Świsłocz w profilu granicznym z Białorusią w Bobrownikach wykazuje ogólną IV klasę czystości (wody o niezadowalającej jakości) (Inspekcja Ochrony Środowiska. WIOŚ w Białymstoku 2012). Ocena mikrobiologiczna i chemiczna Świsłoczy pozwoliła ocenić jakość wody w odniesieniu do stanu ekologicznego rzeki wypływającej z terenu Białorusi na teren Polski. Jak wykazała analiza hydrochemiczna wody, rzeka ta jest rzeką znacznie zeutrofizowaną. Z literatury wiadomo, że w wodzie zanieczyszczonej w niewielkim stopniu, występuje większa różnorodność gatunkowa grzybów, a w miarę wzrostu zanieczyszczeń, liczba gatunków maleje (Batko 1975). O stosunkowo wysokiej zawartości materii organicznej w badanej rzece świadczyć może stwierdzenie w niej grzyba ściekowego, *Leptomitus lacteus*, który jest charakterystyczny dla wód o znacznym stopniu eutrofizacji. Takson ten rozwija się zwykle w wodach zanieczyszczonych ściekami pochodzenia bytowego (Willoughby, Roberts 1991; Riethmüller i in. 2006). Gatunek oznaczony został na stanowisku w Ozieranach Małych i Mostowlanach. Należy zauważyć, że na stanowisku w Bobrownikach nie notowano tego organizmu. Być może jest to związane ze zlokalizowaną w tej miejscowości, sprawnie działającą, oddaną niedawno do użytku, oczyszczalnią ścieków.

Spośród stwierdzonych w badanej rzece grzybów i organizmów grzybopodobnych, najliczniej reprezentowane były gatunki z rodzajów: *Pythium* (7), *Achlya* (6) oraz *Saprolegnia* (4). Zadziwiającym jest fakt, że podobne gatunki, należące do wyżej wymienionych rodzajów, występowały również w wodach stawów w Egipcie. Rozwijały się one na nasionach konopi siewnych (El-Nagdy, Abdel-Hafez 2007).

Z literatury wiadomo, że temperatura jest jednym z ważnych czynników środowiskowych, decydujących o występowaniu i aktywności grzybów w wodzie. Organizmy grzybopodobne i grzyby są aktywne przy niższych temperaturach wody.

W wyższej temperaturze grzyby z trudem konkurują o podłoże z bakteriami i osiadłymi glonami znajdującymi się w wodzie (Batko 1975). Większość z nich jest fito- i zoosaprotrofami wykazującymi wybitne zdolności enzymatyczne do rozkładu martwej materii organicznej. W związku z tym, grzyby i organizmy grzybopodobne znane są obok bakterii ze zdolności do mineralizacji substancji organicznej i zapobiegania w znacznym stopniu procesom eutrofizacji (Lampert, Sommer 1996).

Z 30 gatunków grzybów i organizmów grzybopodobnych stwierdzonych w badanej rzece, aż 14 stanowią taksony, które zwykle rozwijają się na skorupiakach i rybach słodkowodnych. Wywołują one choroby grzybicze ryb, zwane pleśniawkami (Alexopoulos 1996; Johnson i in. 2002; Czeczuga i in. 2004, 2005). Choroby grzybicze są przyczyną znacznych strat w wylęgarniach, w stawowych gospodarstwach rybnych, jeziorowych i rzecznych. Grzybnie często rozwijają się na uszkodzonych tkankach ryb, jak również mogą pojawiać się na ikrze (Batko 1975; Khulbe 1981; Hussein i in. 2001, 2002). Spośród stwierdzonych podczas badań gatunków, będących pasożytami skorupiaków i ryb, na podkreślenie zasługują: *Achlya amaricana, Ac. debaryana*, *Ac. dubia, Ac. orion*, *Ac. polyandra*, *Ac. treleaseaena, Aphanomyces laevis, Ap. irregularis, Dictyuchus monosporus, Myzocytium zoophthorum, Pythium undulatum, Saprolegnia ferax*, *S. monoica* var *glomerata* i *S. parasitica*. Należy przy tym zaznaczyć, że *Achlya dubia* rozwija się często na skrzelach, płetwach i skórze ryb. Takson ten występował między innymi w wodach Egiptu, gdzie spowodował duże straty w hodowli ryb (El-Sharouny, Badran 1995). Gatunek *Achlya polyandra* znany jest z literatury jako pasożyt powodujący infekcje grzybicze gospodarczo cennych gatunków ryb i ikry (Lartseva 1986). Duże straty na ikrze i w hodowli ryb powodowane są także przez *Aphanomyces laevis* i *Dictyuchus monosporus* (Lartseva 1986; Osipian i in. 1988). *Aphanomyces laevis* powszechnie uznawany za pasożyta ryb, wykrywany był również na płazach wodnych (Batko 1975).

Główną jednak przyczyną dużych strat w wylęgarniach, w stawowych gospodarstwach rybnych i jeziorach jest *Saprolegnia ferax, S. monoica* var *glomerata* i *S. parasitica* (Czeczuga i in. 2002; Fadaeifard i in. 2011; Kiziewicz 2012).

Na szczególne podkreślenie zasługuje również ustalenie występowania w badanej rzece *Pythium undulatum,* gatunku opisywanego wcześniej jako saprobiont, który izolowany był na stanowisku w Bobrownikach jesienią 2012 roku. Z literatury wiadomo, iż może on być pasożytem skorupiaków i ryb (Batko 1975; Dick 1990; Czeczuga, Snarska 2001).

Na uwagę zasługuje także stwierdzenie w badanych akwenach dwóch organizmów grzybopodobnych, będących czynnikami etiologicznymi wywołującymi choroby roślin. Są to: *Pythium butleri* – pasożyt tytoniu i ziemniaków i *Pythium*

*debaryanum* – patogen glebowy powodujący gnicie bawełny, grochu, kapusty, tytoniu i buraków cukrowych (Batko 1975; Dick 1990). Oba gatunki rozwinęły się w rzece wiosną 2012 roku na stanowisku w Mostowlanach i w Ozieranach Małych.

Spośród grzybów, które mogą być potencjalnie chorobotwórcze dla ludzi, oznaczono *Catenophlyctis variabilis*. Wystąpił on w całym badanym okresie na wszystkich badanych stanowiskach w rzece Świsłocz. Gatunek ten jest znany z literatury jako saprotrof występujący na celulozowym i keratynowym substracie oraz na białku fibrynie ludzkiej wytrącającym się z osocza podczas krzepnięcia krwi (Karling 1965; Batko 1975; Godlewska i in. 2012). Keratynofilne grzyby chorobotwórcze rozwijające się na skórze, paznokciach, włosach ludzi, sierści zwierząt i piórach ptaków obserwowane były przez różnych autorów w różnego typu zbiornikach wodnych (Batko 1975; Ulfig 1996, 2000; Grooters 2003). W badanych akwenach *Catenophlyctis variabilis* izolowany był w całym okresie badań na wszystkich stanowiskach na rzece i zawsze rozwijał się na skórze zaskrońca pospolitego (*Natrix natrix* L.).

Ponadto podkreślenia wymaga jeszcze fakt, iż w badanych akwenach stwierdzono gatunki grzybów patogenicznych dla człowieka. Należą do nich *Candida tropicalis* i *Aspergillus niger*. Pierwszy z nich rozwinął się tylko jesienią 2012 roku w Mostowlanach, drugi zaś wiosną i jesienią 2012 roku w wodzie w Mostowlanach i w Ozieranach Małych. Taksony te należą do grzybów pleśniowych i drożdżaków, gatunków potencjalnie chorobotwórczych, bytujących na skórze, w układzie pokarmowym oraz układzie moczowo-płciowym człowieka (Kowszyk-Gindifier, Sobiczewski 1986). *Aspergillus niger* wytwarza jedną z najbardziej toksycznych trucizn – aflatoksynę, zasobną w hepatokarcynogeny (Bennett, Klich 2003). Wywołuje on aspergillozę lub „chorobę płuc". Może występować u ludzi we wszystkich płynach ciała i innych tkankach. Natomiast *Candida tropicalis* powoduje drożdżyce lub pleśniawki, szczególnie układu moczowo-płciowego (Kowszyk-Gindifier, Sobiczewski 1986).

Na uwagę zasługuje również obecność w badanej rzece licznych fitosaprotrofów, które wykazują wybitne zdolności enzymatyczne do rozszczepiania błonnika. Dzięki takim właściwościom dokonują one mineralizacji martwych szczątków roślinnych, najczęściej nasion, owoców, płatków kwiatów, liści i łodyg. Do gatunków o takich właściwościach zaliczono: *Achlya americana*, *Karlingia rosea*, *Nowakowskiella elegans, Pythium aquatile, Py. inflatum* i *Py. rostratum*. Podobne gatunki grzybów oznaczyli w swoich badaniach na nasionach roślin Czeczuga i Snarska (2001) oraz Kiziewicz (2005).

## Literatura

Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. 1996. Introductory mycology. Fourth Edition. John Wiley and Sons. Inc. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 706-708.

Batko A. (red). 1975. Zarys hydrobiologii. PWN. Warszawa.

Bennett J. W., Klich M. 2003. Mycotoxins. Clin. Microbiol. Rev., 16(3): 497-516.

Czeczuga B., Snarska A. 2001. *Pythium* species in 13 various types of water bodies of N-E Poland. Acta Soc. Bot. Pol., 70: 7-17.

Czeczuga B., Kiziewicz B., Danilkiewicz Z. 2002. Zoosporic fungi growing on the specimens of certain fish species recently introduced to Polish waters. Acta Ichthyol. Piscat., 32: 117-125.

Czeczuga B., Kiziewicz, B., Godlewska, A. 2004. Zoosporic fungi growing on eggs of *Coregonus lavaretus holsatus* Thienemann, 1916 from Lake Wdzydze in Kaszuby. Pol. J. Environ. Stud., 13: 355-359.

Czeczuga B., Bartel R., Kiziewicz B. Godlewska A., Muszyńska E. 2005. Zoosporic fungi growing on the eggs of sea trout (*Salmo trutta* m. *trutta* L.) in river water of varied trophicity. Pol. J. Environ. Stud., 14: 297-305.

Dick M. W. 1990. Key to *Pythium*. College of Estate Management Whiteknights, Reading, UK.

Dick M. W. 2001. The Peronosporomycetes. [W:] McLauglin D. J., McLauglin E. G., Lemke P. A. (eds), The Mycota VII Part A. Systematics and evolution. Berlin, Heidelberg, Springer Verlag, pp. 39-72.

Dudka I. O. 1974. Wodni hifomiceti Ukraini. Naukova Dumka, Kiev.

El-Nagdy M. A., Abdel-Hafez S. I. I. 2007. Occurrence of zoosporic and terrestrial fungi in some ponds of Kharga Oases, Egypt. J. Basic Microbiol., 30: 233-240.

El-Sharouny H. M., Badran R. A. 1995. Experimental transmission and pathogenicity of some zoosporic fungi to *Tilapia* fish. Mycopathol., 132: 95-103.

Fadaeifard F., Raissy M., Bahrami H., Rahimi E., Najafipoor A. 2011. Freshwater fungi isolated from eggs and broodstocks with an emphasis on *Saprolegnia* in rainbow trout farms in west Iran. Afr. J. Microbiol. Res., 4(22): 3647-3651.

Fassatiová O. 1983. Grzyby mikroskopowe w mikrobiologii technicznej, WN-T, Warszawa.

Godlewska A., Kiziewicz B., Muszyńska E., Mazalska B. 2012. Aquatic fungi and heterotrophic straminipiles from fishponds. Pol. J. Environ. Stud., 21(3): 615-625.

Grooters A. M. 2003. Pythiosis, lagenidiosis, and zygomycosis in small animals. Vet. Clin. North Am. Small Anim. Pract., 33(4): 695-720.

Hussein M. M. A., Hatai K. 2002. Pathogenicity of *Saprolegnia* species associated with outbreaks of salmonid saprolegniosis in Japan. Fish Sci., 68: 1067-1072.

Hussein M. M., Hatai K., Nomura T. 2001. Saprolegniosis in salmonids and their eggs in Japan. J. Wildl. Dis., 37: 204-207.

Inspekcja Ochrony Środowiska. Wojewódzki Inspektorat Ochrony Środowiska w Białymstoku. Ocena stanu ekologicznego, potencjału ekologicznego i stanu chemicznego rzek województwa podlaskiego w 2011 roku (ocena w jednolitych częściach wód). WIOŚ Białystok, czerwiec 2012.

Johnson T. W. Jr., Seymour R. L., Padget D. E. 2002. Biology and systematics of the Saprolegniaceae. On-line publication: http://dl.uncw.edu/digilib/biology/fungi/taxonomy, and systematics/Padgett/book/systematic/chapter_31/Family.pdf.

Khulbe R. D., Sati S. C. 1981. Studies of parasitic water molds of Kumaum Himalaya: host range of *Achlya americana* Humphrey of certain temperature fish. Mycosen., 24: 177-180.

Karling J. S. 1965. *Catenophlyctis*, a new genus of the Catenariaceae. Am. J. Bot., 52 (2): 133-138.

Kiziewicz B. 2005. Aquatic fungi growing on seeds of plants in various types of water bodies of Podlasie Province. Pol. J. Environ. Stud., 14: 49-55.

Kiziewicz B. 2012. Frequency and distribution of zoosporic true fungi and heterotrophic straminipiles from river springs. Pol. J. Environ. Stud., 21 (4): 923-927.

Kowszyk-Gindiofier Z., Sobiczewski W. 1986. Grzybice i sposoby ich zwalczania. PZWL, Warszawa, p. 3-338.

Lampert W., Sommer U. 1996. Ekologia wód śródlądowych. PWN, Warszawa, 3-390.

Larsteva L. V. 1986. Saprolegniaceae on the spawn of sturgeons and salmons. Hydrobiol. J., 22: 103-107.

Masssoud M. 2012. Mycoflora associated with aquatic plants in ponds and lakes in central west of Florida, USA. Sci. Res. Rep., 2(1): 01-06.

Müller E, Loeffler W. 1987. Zarys mikologii. PWRiL. Warszawa.

Osipian L. L., Hakobian L. A., Vardamian G. S. 1988. On the species composition on Oomycetes of the lake Sevan, developing on the fish caviar. Biol. J. Armenia., 41: 170.

Riethmüller A., Gründel A., Langer E. 2006. The seasonal occurrence of sewage fungus *Leptomitus lacteus* (Roth) C. Agardh in stagnant and running waters of different water chemistry of Hesse and Thuringia, Germany. Acta Hydrochim. Hydrobiol., 34: 58-66.

Seymour R. F., Fuller, M. S. 1987. Collection and isolation of water molds (Saprolegniaceae) from water and soil. [W:] Fuller M. S., Jaworski A. (eds), Zoosporic fungi in teaching and research. Southeastern Publishing. Athens, pp. 125-127.

Ulfig K. 1996. Interaction between selected geophilic fungi and pathogenic dermatophytes. Rocz. PZH., 47: 137-142.

Ulfig K. 2000. The occurrence of keratinolytic fungi in waste and waste-contaminated habitats. [W:] Kushwaha R. K. S., Guarro J. (eds), Biology of dermatophytes and other keratinophilic fungi, Bilbao, 174.

Willoughby L. G., Roberts, R. J. 1991. Occurrence of the sewage fungus *Leptomitus lacteus* a necrotroph on perch (*Perca fluviatilis*) in Windermere. Mycol. Res., 95: 755-768.

Zaremba L., Borowski J. 2001. Mikrobiologia lekarska. PZWL. Warszawa.

*www.pzw.bialystok.pl/index.php?option=com...rzeka.*

# 18 Wpływ odwodnienia torfowisk na skład zbiorowisk grzybów glebowych

Zofia Tyszkiewicz

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul. Wiejska 45A, 15-351 Białystok
e-mail: z.tyszkiewicz@pb.edu.pl

## Streszczenie

Celem badań było określenie i porównanie struktur ilościowo-jakościowych zbiorowisk grzybów zasiedlających poziomy murszowe i warstwę torfu gleb organicznych murszowych, występujące na odwodnionych torfowiskach. Badaniami objęto trzy różne gleby różniące się stopniem odwodnienia i zaawansowaniem procesu murszenia. Były to gleby: słabo, średnio i silnie zmurszałe. Próby do badań mykologicznych pobrano w Kotlinie Biebrzy w lipcu 2010 roku. Do izolacji zbiorowisk grzybów glebowych wybrano metodę płytek glebowych Warcupa w modyfikacji Mańki. Podobieństwo między zbiorowiskami grzybów określono przy pomocy współczynnika Jaccarda. W efekcie badań otrzymano 39. różnych gatunków grzybów i 894. izolaty (kolonie). Najliczniejsze zbiorowiska grzybów – zarówno pod względem ilościowym, jak i jakościowym – zasiedlały glebę silnie zmurszałą. Gleba średnio zmurszała również cechowała się znacznym zróżnicowaniem zbiorowisk grzybów, zdecydowanie większym niż gleba słabo zmurszała. Jak z tego wynika, intensywność procesu murszenia wpływa na skład ilościowo-jakościowy zbiorowisk grzybów zasiedlających gleby organiczne murszowe. Zarówno liczebność gatunków, jak i izolatów wzrastała wraz z nasilaniem odwodnienia torfowiska. Zauważono również, że zbiorowiska grzybów, zasiedlające poziomy glebowe tworzone przez mursz, były bardziej zróżnicowane pod względem liczby gatunków zasiedlających je grzybów, a także pod względem liczebności, w porównaniu z warstwą torfu. Innymi słowy, rola grzybów w przeobrażeniach substancji organicznej w poziomach tworzonych przez mursz, jest większa niż w warstwie torfu. Podobieństwo między zbiorowiskami grzybów zasiedlającymi analizowane gleby, nie było wysokie. Wskazuje to, że proces murszenia przebiegał odmiennie w analizowanych glebach. Największe znaczenie w przeobrażeniach substancji organicznej badanych gleb odegrały takie gatunki grzybów, jak: *Helicosporium vegetum* Nees., *Penicillium simplicissimum* (Oudem.) Thom i *P. waksmanii* Zaleski.

**Słowa kluczowe**: gleby organiczne murszowe, grzyby *micromycetes*

## **18.1.** Wstęp

Intensyfikacja rolnictwa była przyczyną przystosowania torfowisk do funkcji produkcyjnych. Wymagało to istotnego obniżenia poziomu wód gruntowych. Prace odwadniające spowodowały spłycanie i zanikanie torfowisk. Szacuje się, że w Polsce zostało odwodnionych ok. 90% torfowisk nieleśnych występujących na terenach otwartych (Dembek i in. 1999; Ilnicki 2002; Piaścik i Gotkiewicz 2004). Problemy te szczególnie wyraźnie są widoczne w obrębie dolin rzecznych, które ze względu na duży potencjał produkcyjny, od stuleci były użytkowane jako łąki i pastwiska. Użytkowanie wiązało się z prowadzeniem zabiegów mających na celu wyeliminowanie zalewów i obniżenie poziomu wód powierzchniowych i gruntowych (Jędryka 2003). Sytuacja ta miała również miejsce w Kotlinie Biebrzy. Gleby bagienne, występujące na jej obszarze, przedstawiały i nadal przedstawiają potencjalnie wysokie wartości rolnicze. Stąd też jeszcze w latach siedemdziesiątych XX wieku wszelkie koncepcje zagospodarowania Kotliny sprowadzały się do przeobrażenia jej w region o intensywnej produkcji rolniczej. Prace melioracyjne nadbiebrzańskich torfowisk, zmierzające do osuszenia terenów bagiennych, jednocześnie umożliwiające rolnicze wykorzystanie łąk na torfowiskach i zmieniające sieć hydrograficzną, były prowadzone już od lat dwudziestych XIX wieku. Najstarszą inwestycją wodną było wykopanie Kanału Augustowskiego. W wieku XIX powstały także Kanał Rudzki i Woźnawiejski oraz Kanały Kapicki i Łęg. Prace melioracyjne, które były prowadzone jeszcze w drugiej połowie XX wieku spowodowały odwodnienie dużych powierzchni gleb bagiennych i zapoczątkowały ich przemiany (Szuniewicz i Chrzanowski 1995; Banaszuk 2001, 2004). Rozbudowa sieci kanałów odwadniających, znaczne obniżenie poziomu wód gruntowych oraz zagospodarowanie gleb torfowych, zapoczątkowało szybki proces ich degradacji. Degradacja odwodnionych i rolniczo użytkowanych gleb następowała w wyniku procesów, które przekształcały profil glebowy, zmieniały właściwości materii organicznej i prowadziły do stałego jej ubytku. Skutki degradacji gleb na torfowiskach przyczyniły się do daleko idących zmian w środowisku, niekiedy nieodwracalnych (Piaścik i Gotkiewicz 2004).

Odwodnienie torfowiska, a co za tym idzie – napowietrzenie wierzchniej warstwy torfów, powoduje zainicjowanie wiele procesów glebowych, z których najważniejszą rolę odgrywa mineralizacja masy organicznej. Intensywność tych procesów, warunkujących dalsze przeobrażenie gleb – zarówno pod względem właściwości fizycznych, jak i chemicznych – zależy głównie od warunków wilgotnościowych oraz od sposobu rolniczego użytkowania torfowiska (Kajak i Okruszko 1990; Okruszko 2000; Kamiński i Slim 2006). Należy pamiętać, że mineralizacja związ-

ków organicznych przebiega przy udziale różnych grup mikroorganizmów, które ulegają dynamicznym przemianom jakościowym i ilościowym (Gonet i Markiewicz 2007). Pod wpływem murszenia, następują zmiany nie tylko warunków fizycznych i chemicznych substratu glebowego, ale zmiany dotyczą także charakteru zespołów organizmów (w tym grzybów glebowych) zasiedlających ten substrat. Wraz ze zmianami procesu glebotwórczego, kształtującego gleby na odwodnionych torfowiskach, udział mikroorganizmów glebowych ulega zróżnicowaniu (Andrzejewska i in. 1983; Kaczmarek 1991). Liczba i rodzaj tych organizmów jest czułym wskaźnikiem, zarówno stanu gleby, jak i całego ekosystemu, charakteryzując też kierunek procesów glebotwórczych (Barabasz i Vořišek, 2002 Badura 2003).

Celem badań było określenie i porównanie struktur ilościowo-jakościowych zbiorowisk grzybów, zasiedlających poziomy murszowe i warstwę torfu gleb organicznych murszowych, występujące na odwodnionych torfowiskach.

## **18.2.** Teren i materiał badań

Gleby objęte badaniami znajdowały się na zmeliorowanych łąkach w Kotlinie Biebrzy i powstały na skutek odwodnienia torfów. W wierzchniej części profilu glebowego, analizowane gleby posiadały warstwę murszu, której miąższość uzależniona była od intensywności i głębokości odwodnienia siedliska. Wybrano trzy punkty badawcze różniące się stopniem odwodnienia, a co za tym idzie – poziomem degradacji, przeobrażeniem substratu glebowego i miąższością oraz charakterem murszu. Wybrane gleby należały do rzędu gleb organicznych, typu gleb organicznych murszowych, podtypu gleb organicznych hemowo-murszowych (Systematyka gleb Polski 2011). Były to: gleba słabo zmurszała (profil 1), średnio zmurszała (profil 2) oraz gleba silnie zmurszała (profil 3). Podział gleb murszowych przyjęto za Okruszko (1988). Pierwsza z wymienionych gleb znajdowała się na obszarze Kotliny Biebrzy Dolnej, w odległości około 1 km na południowy-wschód od wsi Uścianek. Gleba organiczna murszowa średnio zmurszała była położona na pograniczu Kotliny Biebrzy Środkowej i Górnej, w odległości około 150 m od południowo-zachodniej granicy Lasu Rogowo. Natomiast gleba torfowo-murszowa silnie zmurszała występowała w Kolinie Biebrzy Środkowej, w sąsiedztwie wsi Modzelówka.

Próby do badań mykologicznych pobrano w lipcu 2010 roku. Pochodziły one z utworów organicznych znajdujących się na różnych głębokościach każdego profilu glebowego – tym samym reprezentowały różne poziomy genetyczne. W glebie słabo zmurszałej, próby pochodziły z murszu tworzącego poziom darniowy oraz

z warstwy torfu. Pobrano je z głębokości 10-15 cm (poziom darniowy) i 40-50 cm (torf). W glebie średnio zmurszałej próby pobrano z poziomu darniowego (z głębokości 10-15 cm) i poddarniowego (z głębokości 20-30 cm) oraz z warstwy torfu (z głębokości 40-50 cm). Natomiast w glebie silnie zmurszałej, próby reprezentowały mursz poziomu darniowego (pobrane z głębokości 2-6 cm), poziomu poddarniowego (głębokość 10-15 cm) oraz poziomu przejściowego (głębokość pobrania prób 20-30 cm). Tak jak w pozostałych glebach, pobrano je również z torfu (z głębokości 40-50 cm) znajdującego się poniżej warstwy tworzonej przez mursz.

### **18.2.1.** Budowa profilowa i cechy morfologiczne gleb

Gleba organiczna murszowa słabo zmurszała – profil 1 – miała warstwę murszu o miąższości 20 cm. Drobnoagregatowy mursz, poprzerastany korzeniami roślin, dość luźny i rozpadający się pod naciskiem, tworzył poziom darniowy. Posiadał barwę ciemnoszarą, jego stan uwilgotnienia określono jako świeży. Poniżej, do głębokości 70 cm, występował średnio rozłożony torf turzycowiskowy o strukturze włóknistej. Na tle czarnego humusu były widoczne korzenie turzyc. Niekiedy trafiały się grubsze włókna i kłącza turzyc. Poziom ten do poziomu wody gruntowej, tj. do głębokości 37 cm, był wilgotny, poniżej mokry. Warstwa torfu była podścielona jasnoszarym, mokrym piaskiem luźnym.

W glebie organicznej murszowej średnio zmurszałej – profil 2 – warstwa murszu miała miąższość 26 cm. W jej obrębie wydzielono, od powierzchni terenu do głębokości 15 cm, poziom darniowy tworzony przez bardzo drobnoagregatowy mursz. Był on silnie rozdrobniony, kruchy i już przy delikatnym dotyku, rozsypywał się. Posiadał barwę ciemnoszarą. W trakcie prowadzonych prac, mursz poziomu darniowego był suchy. Poniżej poziomu darniowego występował ciemnoszary, gruboziarnisty mursz poziomu poddarniowego. Mursz tego poziomu z łatwością rozpadał się pod naciskiem. Był suchy. Poniżej warstwy murszu, do głębokości 70 cm, występował ciemnobrunatny średnio rozłożony torf turzycowiskowy. Miał on słabo wykształconą strukturę włóknistą, a wśród masy torfotwórczej były widoczne fragmenty turzyc. Stan jego uwilgotnienia w trakcie badań określono jako świeży, jednak zaobserwowano, że był wyraźnie i silnie przesuszony na skutek odwodnienia siedliska. Pod torfem turzycowiskowym wyodrębniono warstwę torfu olesowego. Miała ona miąższość 50 cm. Torf olesowy był silnie rozłożony, o strukturze kawałkowej. Tworzył niejednolitą masę barwy czarnej, składającą się z mieszaniny amorficznego humusu, wśród której widoczne były kawałki drewna. Torf ten był zamulony i posiadał drobne przewarstwienia utworu mineralnego.

Wilgotność określono jako świeżą. W profilu glebowym nie odnotowano poziomu wody gruntowej.

Natomiast w glebie organicznej murszowej silnie zmurszałej – profil 3 – wydzielono trzy poziomy tworzone przez mursz. Był to poziom darniowy, którego miąższość wynosiła 6 cm. Poniżej, do głębokości 17 cm, występował poziom poddarniowy, pod którym (do głębokości 36 cm) wyodrębniono poziom przejściowy. Mursz w poziomie darniowym był drobnoziarnisty, gęsto poprzerastany korzeniami roślin. Poziom poddarniowy był tworzony przez pulchny, gruboziarnisty mursz, który rozpadał się pod naciskiem. Natomiast mursz w poziomie poddarniowym miał strukturę gruzełkowatą, był gruboagregatowy. Barwa warstwy murszu była ciemnoszara. Niżej, na głębokości od 36 do 79 cm, występował ciemnobrunatny, średnio rozłożony torf turzycowiskowy. Wśród masy torfotwórczej były widoczne fragmenty roślin torfotwórczych. Wilgotność, zarówno warstwy murszu, jak i torfu, określono jako świeżą. Utwory organiczne były podścielone jasnoszarym, mokrym piaskiem luźnym. Poziom wody gruntowej odnotowano na głębokości 80 cm.

## **18.3.** Metody badań

Do izolacji grzybów *micromycetes* wybrano metodę płytek glebowych Warcupa (1950) w modyfikacji Mańki (Johnson i Mańka 1961; Mańka 1964; Mańka i Salmanowicz 1987). Grzyby oznaczono stosując standardowe klucze (Domsch i Gams 1972; Domach i in. 1981). Podobieństwo między zbiorowiskami grzybów określono przy pomocy współczynnika Jaccarda (Zak i Willig 2004). Natomiast w celu określenia dominacji gatunkowej grzybów posłużono się formułą zaproponowaną przez Trojana (1981) i Sierotę (1995).

## **18.4.** Wyniki

Otrzymano dziewięć zbiorowisk grzybów glebowych. Pochodziły one z różnych poziomów genetycznych analizowanych gleb, a co za tym idzie, struktury zbiorowisk kształtowały się w odmiennych utworach organicznych. Z gleby słabo zmurszałej otrzymano dwa zbiorowiska: zasiedlające mursz poziomu darniowego i warstwę torfu, z gleby średnio zmurszałej trzy zbiorowiska: z murszu poziomu darniowego i poddarniowego oraz z warstwy torfu, a z gleby silnie zmurszałej otrzymano cztery zbiorowiska grzybów – pochodziły one z murszu poziomu darniowego, poddarniowego i przejściowego oraz z warstwy torfu.

### **18.4.1.** Frekwencja grzybów glebowych

W efekcie przeprowadzonych badań, ogółem uzyskano 39. różnych gatunków i 894 izolaty (kolonie) grzybów. Największą liczbę – zarówno gatunków (31), jak i izolatów (452) – uzyskano z gleby organicznej murszowej silnie zmurszałej. Z jednej strony było to związane z największą liczbą pobranych z tej gleby prób. Analizując jednak liczebność zbiorowisk uzyskanych z poszczególnych poziomów genetycznych, zauważa się również, że była ona najwyższa w glebie silnie zmurszałej. Wyjątek stanowił poziom poddarniowy, z którego w glebie silnie zmurszałej otrzymano 75. izolatów, natomiast analogiczny poziom gleby średnio zmurszałej był zasiedlony przez 102. kolonie (Tab. 18.1).

Porównując liczebność grzybów zasiedlających powierzchniowe warstwy murszu (poziomy darniowe), w trzech analizowanych glebach organicznych murszowych zauważa się, że najwyższą liczebnością kolonii (izolatów) i gatunków cechował się poziom darniowy gleby silnie zmurszałej. Uzyskano z niego 27. różnych gatunków i 303. kolonie grzybów. Z kolei najmniejszą liczbę gatunków – 4. i najmniejszą liczbę izolatów – 29. otrzymano z poziomu darniowego gleby słabo zmurszałej. Poziom darniowy gleby średnio zmurszałej był zasiedlony przez 268. izolatów i 14. gatunków grzybów (Tab. 18.1).

**Tabela 18.1.** Liczba gatunków i izolatów (frekwencja) grzybów otrzymanych z gleb organicznych murszowych

| Gleba | Poziom genetyczny | Frekwencja | |
|---|---|---|---|
| | | Liczba gatunków | Liczba izolatów |
| Gleba słabo zmurszała | poziom darniowy | 4 | 29 |
| | warstwa torfu | 3 | 14 |
| | Razem | 5 | 43 |
| Gleba średnio zmurszała | poziom darniowy | 14 | 268 |
| | poziom poddarniowy | 9 | 102 |
| | warstwa torfu | 6 | 22 |
| | Razem | 18 | 399 |
| Gleba silnie zmurszała | poziom darniowy | 27 | 303 |
| | poziom poddarniowy | 12 | 75 |
| | poziom przejściowy | 9 | 52 |
| | warstwa torfu | 6 | 29 |
| | Razem | 31 | 452 |
| Razem | | 39 | 894 |

Źródło: badania własne.

W miarę zwiększania się głębokości w profilu glebowym, zmniejszała się zarówno liczebność kolonii (izolatów), jak i gatunków grzybów. Poziomy poddarniowe, występujące zarówno w glebie średnio, jak i silnie zmurszałej, cechowały się niższą liczebnością grzybów w porównaniu z poziomami darniowymi. Poziom przejściowy zawierał zbiorowiska grzybów o mniejszej frekwencji niż poziom przejściowy. Najsłabsze zróżnicowane struktur ilościowo-jakościowych zbiorowisk grzybów odnotowano w warstwie torfu (Tab. 18.1). Torf gleby słabo zmurszałej był zasiedlony przez 3. gatunki i 14. izolatów. W glebach średnio i silnie zmurszałych, warstwa torfu cechowała się obecnością sześciu gatunków. Natomiast w glebie silnie zmurszałej, liczebność kolonii, w porównaniu z torfem gleby średnio zmurszałej, była wyższa i kształtowała się na poziomie 29. izolatów. Warstwa torfu gleby średnio zmurszałej była zasiedlona przez 22. kolonie (Tab. 18.1).

### **18.4.2.** Podobieństwo między zbiorowiskami grzybów

Analizując podobieństwo między zbiorowiskami grzybów zasiedlającymi poziomy darniowe gleb organicznych murszowych zauważa się, że nie było ono wysokie. Najwyższe podobieństwo, na poziomie 28%, odnotowano między zbiorowiskami otrzymanymi z gleby średnio i silnie zmurszałej. Natomiast zbiorowiska grzybów zasiedlające przypowierzchniowe warstwy murszu w glebach słabo i silnie zmurszałych, nie miały cech wspólnych (podobieństwo na poziomie 0%). Podobieństwo zbiorowisk w glebach słabo i średnio zmurszałych kształtowało się na poziomie 17% (Tab. 18.2).

**Tabela 18.2.** Podobieństwo wyrażone w procentach między zbiorowiskami grzybów zasiedlającymi poziomy darniowe analizowanych gleb

| Gleba | słabo zmurszała | średnio zmurszała | silnie zmurszała |
|---|---|---|---|
| słabo zmurszała | | 17 | 0 |
| średnio zmurszała | 17 | | 28 |

Źródło: badania własne.

Zbiorowiska grzybów zasiedlające warstwy torfu w glebach słabo i silnie zmurszałych, podobnie jak otrzymane z poziomu darniowego wymienionych gleb, nie miały wspólnych cech (podobieństwo 0%). Natomiast podobieństwo między zbiorowiskami otrzymanymi z torfu gleby średnio i silnie zmurszałej było stosunkowo wysokie i kształtowało się na poziomie 67% (Tab. 18.3).

**Tabela 18.3.** Podobieństwo wyrażone w procentach między zbiorowiskami grzybów zasiedlającymi warstwy torfu analizowanych gleb

| Gleba | słabo zmurszała | średnio zmurszała | silnie zmurszała |
|---|---|---|---|
| Słabo zmurszała | | 67 | 0 |
| średnio zmurszała | 67 | | 11 |

Źródło: badania własne.

Natomiast podobieństwo między zbiorowiskami grzybów otrzymanymi z poziomów poddarniowych gleby średnio i silnie zmurszałej wynosiło 25%.

Porównując z kolei zbiorowiska grzybów zasiedlające różne poziomy genetyczne w danym profilu glebowym, otrzymano stosunkowo wysokie wartości współczynnika podobieństwa. Wartość tego współczynnika wyniosła aż 100% w przypadku porównania zbiorowisk grzybów wyizolowanych z murszu tworzącego poziom darniowy oraz z warstwy torfu w glebie słabo zmurszałej.

Równie wysokie podobieństwo uzyskano między zbiorowiskami grzybów zasiedlającymi różne poziomy genetyczne gleby średnio zmurszałej. Podobieństwo na poziomie 100% kształtowało się między zbiorowiskami grzybów otrzymanymi z poziomu darniowego i poddarniowego, a także między zbiorowiskami zasiedlającymi poziom poddarniowy i warstwę torfu. Natomiast zbiorowiska grzybów zasiedlające poziom poddarniowy i torf w omawianej glebie (średnio zmurszałej), były podobne w 50% (Tab. 18.4).

**Tabela 18.4.** Podobieństwo wyrażone w procentach między różnymi poziomami genetycznymi gleby torfowo-murszowej średnio zmurszałej

| Poziomy genetyczne | poziom darniowy | poziom poddarniowy |
|---|---|---|
| poziom poddarniowy | 100 | |
| warstwa torfu | 50 | 100 |

Źródło: badania własne.

Podobieństwo między zbiorowiskami grzybów zasiedlającymi różne poziomy genetyczne gleby silnie zmurszałej również było stosunkowo wysokie. Kształtowało się na poziomie 75% w przypadku zbiorowisk otrzymanych z poziomu darniowego i poddarniowego, 67% – w zbiorowiskach z poziomu poddarniowego i torfu oraz 40% – w zbiorowiskach poziomu darniowego i warstwy torfu (Tab. 18.5).

**Tabela 18.5.** Podobieństwo wyrażone w procentach między różnymi poziomami genetycznymi gleby torfowo-murszowej silnie zmurszałej

| Poziomy genetyczne | poziom darniowy | poziom poddarniowy |
|---|---|---|
| poziom poddarniowy | 75 | |
| warstwa torfu | 40 | 67 |

Źródło: badania własne.

### **18.4.3.** Dominacja gatunkowa grzybów

Do analizy dominacji gatunkowej wybrano 6. gatunków grzybów. Były to gatunki, które cechowały się wysoką liczebnością w zbiorowisku. Kolejną przyczyną wyboru gatunku był fakt, że był on izolowany z kilku zbiorowisk. Nie odnotowano żadnego gatunku grzyba, który zasiedlał wszystkie analizowane zbiorowiska.

**Tabela 18.6.** Dominacja gatunkowa (wyrażona w procentach) wybranych gatunków grzybów glebowych

| Gatunki grzybów | Profile glebowe | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Profil 1 | | Profil 2 | | | Profil 3 | | | |
| | Poziomy genetyczne | | | | | | | | |
| | M1 | Ot | M1 | M2 | Ot | M1 | M2 | M3 | Ot |
| *Helicosporium vegetum* Nees | 83 | 78 | 18 | 39 | 50 | - | – | – | – |
| *Penicillium implicatum* Biourge | – | – | 10 | 7 | 14 | 4 | – | – | – |
| *Penicillium janczewskii* Zaleski | – | – | 11 | 4 | – | 26 | 4 | – | – |
| *Penicillium simplicissimum* (Oudem.) Thom | – | – | 10 | 4 | – | 16 | 41 | 29 | 45 |
| *Penicillium waksmanii* Zaleski | – | – | 43 | 34 | 14 | 16 | 24 | 21 | 32 |
| Nie zarodnikujący 1 | 10 | 14 | 6 | 8 | 14 | – | – | – | – |

Objaśnienia: M1 – poziom darniowy, M2 – poziom poddarniowy, M3 – poziom przejściowy, Ot – warstwa torfu, – – gatunek nie występował

Źródło: badania własne.

Najwyższą dominacją gatunkową, na poziomie 83% w zbiorowisku otrzymanym z poziomu darniowego gleby słabo zmurszałej i 78% w zbiorowisku otrzymanym z torfu tej samej gleby, cechował się *Helicosporium vegetum* Nees. Gatunek ten

również dość licznie występował (a co za tym idzie – posiadał wysoką dominację) w zbiorowiskach zasiedlających glebę średnio zmurszałą. W poziomie poddarniowym wymienionej gleby, dominacja tego gatunku kształtowała się na poziomie 39%, a w zbiorowisku grzybów otrzymanym z warstwy torfu – 50% (Tab. 18.6).

Grzybami o wysokiej dominacji gatunkowej były również grzyby rodzaju *Penicillium*, przede wszystkim – *Penicillium janczewskii* Zaleski, *P. simplicissimum* (Oudem.) Thom i *P. waksmanii* Zaleski. Pierwszy z wymienionych osiągnął dominację gatunkową na poziomie 32% w zbiorowisku grzybów zasiedlających warstwę torfu gleby silnie zmurszałej. *P. simplicissimum* charakteryzował się dominacją gatunkową przekraczającą 40% w zbiorowiskach otrzymanych z gleby silnie zmurszałej (41% w zbiorowisku poziomu darniowego i 45% w zbiorowisku warstwy torfu). Na uwagę zasługuje fakt, że gatunek ten wchodził w skład zbiorowisk grzybów zasiedlających wszystkie poziomy genetyczne gleby silnie zmurszałej. Był też obecny w zbiorowiskach cechujących poziom darniowy i poddarniowy gleby średnio zmurszałej. Natomiast *P. waksmanii* wchodził w skład zbiorowisk grzybów otrzymanych ze wszystkich poziomów genetycznych gleby średnio i silnie zmurszałej. Najwyższą dominację gatunkową (43%) osiągnął w zbiorowisku grzybów wyizolowanym z poziomu darniowego gleby średnio zmurszałej. W pozostałych zbiorowiskach omawianych gleb jego dominacja gatunkowa kształtowała się od 14% – w zbiorowisku warstwy torfu gleby średnio zmurszałej, do 32% – w zbiorowisku otrzymanym z torfu gleby silnie zmurszałej (Tab. 18.6).

## **18.5.** Dyskusja

Gleby organiczne, w wyniku zmniejszenia lub przerwania naturalnego uwilgotnienia, spowodowanego odwodnieniem torfowiska, z fazy akumulacji przechodzą w fazę decesji, a proces torfotwórczy zostaje zastąpiony procesem murszenia. Z kolei intensywność murszenia powoduje zróżnicowanie właściwości gleb. Proces murszenia w swoich skutkach prowadzi do degradacji gleb torfowych, w wyniku której gleby tracą swoje funkcje retencyjne i sanitarne. Ulegają też zanikowi, co jest efektem zagęszczania i kurczenia się substratu glebowego oraz zmniejszania zawartości substancji organicznej (Okruszko 2000; Piaścik i Gotkiewicz 2004). Spadkowi wilgotności gleby na odwodnionych torfowiskach towarzyszy wzrost wskaźników mineralizacji substancji organicznej w glebie oraz wzrost liczebności grzybów (Kajak 1985; Kajak i in., 1985). Potwierdzają to również wyniki prezentowanych badań. Pod wpływem procesu murszenia następują nie tylko zmiany chemiczne i fizyczne

substratu glebowego. Dochodzi też do zwiększenia liczebności zbiorowisk grzybów glebowych i zróżnicowania ich struktur jakościowych. Wzrost napowietrzenia gleby i związane z tym nasilenie procesu murszenia, stymuluje procesy biologiczne oraz prowadzi do zwiększenia aktywności mikrobiologicznej i przyczynia się do wzrostu znaczenia grzybów prowadzących rozkład substancji organicznej. Obserwuje się ścisły związek między warunkami siedliskowymi a strukturami grzybów zasiedlających gleby siedlisk hydrogenicznych.

Proces glebotwórczy przebiegający po odwodnieniu gleb na torfowiskach, decyduje o zwiększeniu liczebności zbiorowisk grzybów glebowych. Z drugiej zaś strony, właściwości chemiczne i fizykochemiczne gleb mają istotny wpływ na żyjące w nich grupy mikroorganizmów oraz ich aktywność (Smyk 1999; Barabasz i Vořišek 2002). Zbiorowiska grzybów analizowanych gleb były tworzone przez różne gatunki. Najprawdopodobniej należy to wiązać z faktem, że pod wpływem zmian zachodzących na skutek odwodnienia, w substracie glebowym gleb organicznych murszowych zmienia się w glebie zawartość różnych składników pokarmowych. Powoduje to z kolei zmiany w liczebności i aktywności grzybów. Należy też się liczyć z tym, że każda zmiana w podłożu ma wpływ na stosunki biotyczne panujące między mikroorganizmami oraz na kształtowanie się struktur ilościowo-jakościowych ich zbiorowisk. Mikroorganizmy glebowe stanowią składnik biocenozy najszybciej reagujący na zmiany parametrów jej środowiska (Frączek 2010). Jednym z najważniejszych parametrów, określającym warunki panujące w siedlisku, jest jego trofizm, który między innymi jest efektem działania mikroorganizmów – rola grzybów w przemianach substancji organicznej i uwalnianiu z niej składników pokarmowych jest znana (Paul i Clark, 2000; Ilnicki 2002; Ławrynowicz i Mułenko 2008). Należy więc sądzić, że gleby o wyższym trofizmie będą również posiadały bogatsze zbiorowiska grzybów glebowych. Być może zróżnicowanie warunków troficznych w analizowanych glebach było powodem niewielkiego stopnia podobieństwa między zbiorowiskami grzybów gleb odwodnionych z różną intensywnością.

Ponadto należy pamiętać, że grzyby glebowe współuczestniczą w przemianach zachodzących po odwodnieniu gleb bagiennych, a tym samym decydują o przebiegu przeobrażeń i kształtowaniu się właściwości tych gleb. Niewątpliwie intensywność i natężenie procesu murszenia wpływa na skład ilościowo-jakościowy zbiorowisk grzybów zasiedlających gleby organiczne murszowe. Zarówno liczebność gatunków, jak i izolatów wzrastała wraz z nasilaniem odwodnienia gleb. Zależność ta została również zauważona przez innych autorów i jest to wiązane ze wzmożoną mineralizacją substancji organicznej, która sprzyja rozwojowi grzybów oraz z różnorodnością ich zbiorowisk (Bogacz i in. 2004). Odnosi się to także do zmian

w strukturze zbiorowisk grzybów zasiedlających różne głębokości profilu glebowego. Na ogół poziomy przypowierzchniowe, w porównaniu z niżej leżącymi warstwami, cechują się liczniejszymi i bardziej zróżnicowanymi gatunkowo zbiorowiskami grzybów. Jest to związane z napowietrzeniem wierzchnich warstw gleby. Ponadto działalność drobnoustrojów odgrywa olbrzymią rolę w życiu roślin, te zaś w istotny sposób wpływają na rozwój drobnoustrojów glebowych. Korzenie roślin zmieniają warunki swojego siedliska, co ma ogromne znaczenie dla bytujących drobnoustrojów. Rośliny kształtują więc zbiorowiska mikroorganizmów glebowych i wpływają na nieustannie zachodzące w tym środowisku przemiany (Libudzisz i Kowal 2000; Paul i Clark 2000). Obecność mikroorganizmów glebowych jest czynnikiem, który wraz z szatą roślinną określa zarówno kierunek i charakter przemian biochemicznych, jak i całość podstawowych biologicznych przemian związanych z aktywnością biologiczną i właściwościami fizykochemicznymi gleb. Wynikiem działalności tych mikroorganizmów jest nie tylko mineralizacja i humifikacja różnych związków organicznych, ale również uruchomienie wielu związków mineralnych, mających podstawowe znaczenie dla życia roślin i zwierząt glebowych (Smyk 1999; Barabasz i in.; 1998).

Omawiane mikroorganizmy pełnią także ważną funkcję w procesach glebotwórczych, strukturotwórczych oraz w procesach odżywiania roślin (Bis 2002; Badura 2003). We wszystkich analizowanych glebach mursz – w porównaniu warstwą torfu – był zasiedlany przez zbiorowiska grzybów o liczniejszych strukturach ilościowo-jakościowych. W glebach silniej odwodnionych (średnio i silnie zmurszałych) poziomy murszu leżące pod poziomem darniowym również cechowały się zmniejszającą się ilością gatunków i izolatów W torfie frekwencja ta była niższa. Na podkreślenie zasługuje fakt, że zróżnicowanie jakościowe zbiorowisk poziomu darniowego było największe.

Stosunkowo wysokie podobieństwo zbiorowisk grzybów zasiedlających poziomy genetyczne tworzone przez mursz pozwala sądzić, że najprawdopodobniej procesy mykologiczne w poszczególnych poziomach murszejących gleb torfowych przenikają się i dążą do ujednolicenia. Sytuacja ta wpływa na charakter murszu.

Przeprowadzone badania wskazują też na gatunki grzybów glebowych, które mają istotne znaczenie w przemianach substratu organicznego zachodzących po odwodnieniu gleb torfowych. Są to przede wszystkim: *Helicosporium vegetum* Nees., *Penicillium simplicissimum* (Oudem.) Thom i *P. waksmanii* Zaleski. Przy czym pierwszy z wymienionych, liczniej zasiedlał gleby słabiej odwodnione, a grzyby rodzaju *Penicillium* – silniej i głębiej odwodnione.

## Podziękowania

Badania sfinansowano w ramach pracy S/WBiIS/1/11.

## Literatura

Andrzejewska L., Chmielewski K., Kaczmarek M., Kajak A. 1983. Waloryzacja siedlisk w Pradolinie Biebrzy na podstawie składu i danych o funkcjonowaniu organizmów heterotroficznych. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol., 255: 259-277.

Badura L. 2003. Problemy mikrobiologii gleby. Rocz. Glebozn. 54, 1/2: 5-11.

Banaszuk H. 2001. Kotlina Biebrzańska. Aktualny stan, walory i główne zagrożenia środowiska przyrodniczego. [W:] Sadowska-Snarska C. (red.), Społeczno-gospodarcze aspekty funkcjonowania Biebrzańskiego Parku Narodowego. Studia Regionalne 2 (4). Wyd. Wyższej Szkoły Ekonomicznej w Białymstoku. Białystok: 9-53.

Banaszuk H. 2004. Ogólna charakterystyka Kotliny Biebrzańskiej i Biebrzańskiego Parku Narodowego. [W:] Banaszuk H. (red.), Kotlina Biebrzańska i Biebrzański Park narodowy. Aktualny stan, walory, zagrożenia i potrzeby czynnej ochrony środowiska. Monografia przyrodnicza. Wyd. Ekonomia i Środowisko. Białystok: 19-25.

Barabasz W., Smyk B., Chmiel M. J., Vořišek K. 1998. Zmęczenie gleby a skład mikroflory glebowej. [W:] Barabasz W. (red.), Ekologiczne aspekty mikrobiologii gleb. Wyd. Katedra Mikrobiologii AR. Kraków: 43-56.

Barabasz W., Vořišek K. 2002. Bioróżnorodność mikroorganizmów w środowisku glebowym. [W:] Barabasz W. (red.), Aktywność drobnoustrojów w różnych środowiskach. Wyd. Katedra Mikrobiologii AR. Kraków: 23-34.

Bis H. 2002. Występowanie grzybów toksynotwórczych w środowisku glebowym. [W:] Barabasz W. (red.), Aktywność drobnoustrojów w różnych środowiskach. Kraków. Wyd. Katedra Mikrobiologii AR. Kraków: 35-41.

Bogacz A., Szulc A., Bober A., Pląskowska E., Matkowski K. 2004. Wpływ stopnia zmurszenia torfu na skład i liczebność grzybów glebowych obiektu Przedmoście. Rocz. Glebozn. 55, 3: 39-51.

Dembek W., Oświt J., Szewczyk M. 1999. Mokradła Polski – czym są obecnie? Aktualna problematyka ochrony mokradeł. Wyd. IMUZ. Falenty: 29-38.

Domsch K. H., Gams W. 1972. Fungi in agricultural soil. Longman Group Limited. London.

Domsch K. H., Gams W., Anderson T. H. 1981. Compendium of soil fungi. Vol. 1 i 2. Academic Press. London.

Frączek K. 2010. Skład mikrobiocenotyczny drobnoustrojów biorących udział w procesach przemian azotu w glebie w otoczeniu składowiska odpadów komunalnych. Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie. 10, 2(30): 61-71.

Gonet S., Markiewicz M. 2007. Rola materii organicznej w środowisku. PTSH. Wrocław.

Ilnicki P. 2002. Torfowiska i torf. Wyd. AR im. A. Cieszkowskiego w Poznaniu. Poznań.

Jędryka E. 2003. Rozwiązania hydrotechniczne renaturalizacji warunków wodnych w dolinach małych rzek. [W:] Dembek W. (red.), Aktualne problemy ochrony mokradeł. Czynna ochrona przyrody mokradeł. Wyd. IMUZ. Falenty: 9-35.

Johnson L. F., Mańka K. 1961. A modification of Warcup's soil-plate method for isolating soil fungi. Soil Sci., 92: 79-84.

Kaczmarek M. 1991. Characteristic of the studied habitats in the Biebrza and Narew old river valleys. Pol. Ecol. Stud. 17, 1-2: 7-18.

Kajak A. 1985. Immediate and remote ecological consequences of the peatland drainage. Pol. Ecol. Stud. 11, 1: 123-150.

Kajak A., Andrzejewska L., Chmielewski K., Ciesielska Z., Kaczmarek M., Makulec G., Pętal J., Wasilewska L. 1985. Long-term changes in grassland communities of heterotrophic organisms on drained fens. Pol. Ecol. Stud. 11, 1: 21-52.

Kajak A., Okruszko H. 1990. Grasslands on drained peats in Poland. [W:] Breymeyer A. (red.), Managed Grasslands. Elsevier Science Publisher B. V. Amsterdam: 213-253.

Kamiński J., Slim P. 2006. Wpływ użytkowania i nawożenia na zawartość składników mineralnych w glebie torfowo-murszowej. [W:] Brandyk T., Szajdak L., Szatyłowicz J. (red.), Właściwości fizyczne i chemiczne gleb organicznych. Wyd. SGGW. Warszawa: 195-203.

Libudzisz Z., Kowal K. 2000. Mikrobiologia techniczna. Wyd. Politechniki Łódzkiej: 36-43.

Ławrynowicz M., Mułenko W. 2008. Pięćdziesiąt lat studiów mikosocjologicznych w Polsce. [W:] Mułenko W. (red.), Mykologiczne badania terenowe. Przewodnik metodyczny. Wyd. UMCS. Lublin: 12-19.

Mańka K. 1964. Próby dalszego udoskonalenia zmodyfikowanej metody Warcupa izolowania grzybów z gleby. Prace Kom. Nauk Roln. i Kom. Nauk Leśn, PTPN, 17: 29-45.

Mańka K., Salmanowicz B. 1987. Udoskonalenie niektórych technik zmodyfikowanej metody płytek glebowych do izolowania grzybów z gleby z punktu widzenia mikologii fitopatologicznej. Rocz. Nauk Roln., s. E., 17: 35-46.

Okruszko H. 1988. Zasady podziału gleb hydrogenicznych na rodzaje oraz łączenia rodzajów w kompleksy. Rocz. Glebozn., 39, 1: 127-152.

Okruszko H. 2000. Degradation of peat soils and differentiation of habitat conditions of hydrogenic areas. Acta. Agroph. 26: 7-15.

Paul E. A., Clark F. E. 2000. Mikrobiologia i biochemia gleb. Wyd. Uniwersytet M. Curie Skłodowska. Lublin.

Piaścik H., Gotkiewicz H. 1995. Procesy degradacji na odwodnionych torfowiskach terenów młodoglacjalnych. Zesz. Prob. Post. Nauk Roln., 418: 185-190.

Piaścik H., Gotkiewicz J. 2004. Przeobrażenia odwodnionych gleb torfowych jako przyczyna ich degradacji. Rocz. Glebozn. 55, 2: 331-338.

Sierota Z. 1995. Rola grzyba *Phlebiopsis gigantea* (Fr.: Fr.) Jülich w ograniczaniu huby korzeni w drzewostanie sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) na gruntach porolnych. Rozprawa habilitacyjna, Prace IBL, nr 810. IBL.

Smyk B. 1999. Mikroorganizmy występujące w środowiskach glebowych i wodnych Niecki Nidziańskiej. Stud. Oś. Dok. Fizjograficznej. 16: 7-58.

Systematyka gleb Polski. 2011. Rocz. Glebozn., 62, 3.

Szuniewicz J., Chrzanowski S. 1995. Przeobrażanie się i spłycanie odwodnionych gleb torfowych na przykładzie torfowiska Kuwasy. Sesja Nauk. Falenty 6-7.XI.1995. Mat. Semin. 34. Wyd. IMUZ, Falenty: 241-246.

Trojan P. 1981. Ekologia ogólna. Wyd. Nauk. PWN. Warszawa.

Warcup J. H. 1950. The soil plate method for isolation of fungi from soil. Nature, 166: 117-118.

Zak J. C., Willig M. R. 2004. Fungal biodiversity patterns. [W:] Biodiversity of Fungi. Inventory and Monitoring Methods. Mueller G. M., Bills G. F., Foster M. S. (red.), Elsevier Academic Press, Amsterdam-Boston-Heidelberg-London-New York-Oxford-Paris-San Diego-San Francisco-Singapore-Sydney-Tokyo: 59-75

# 19 Porosty borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce

Katarzyna **Kolanko**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii, Zakład Botaniki

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: katkol@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Praca prezentuje listę 131 gatunków porostów występujących w borach sosnowych północno-wschodniej Polski. Wyniki pochodzą z badań własnych prowadzonych w latach 1990-2010 oraz danych bibliograficznych z lat 1980-2012. Celem pracy było ustalenie aktualnej listy gatunków porostów występujących w wyżej wymienionych zbiorowiskach leśnych oraz określenie ich zróżnicowania taksonomicznego, morfologicznego i siedliskowego, udziału gatunków chronionych i zagrożonych.

Porosty zasiedlają wszystkie dostępne podłoża i reprezentują podstawowe grupy siedliskowe: epifity, epiksylity, epility i epigeity. W poszczególnych zespołach borów sosnowych udział porostów z poszczególnych grup ekologicznych jest różny, prawie zawsze jednak dominują epifity. Na uwagę zasługuje duży udział porostów martwego drewna (68 gatunków). Również porosty naziemne są dobrze widoczne w krajobrazie i stanowią 40% ogółu bioty porostów. Reprezentują je głównie krzaczkowate gatunki z rodzaju *Cladonia*. Duży jest udział porostów zagrożonych obejmujących 48 gatunków, w tym 45 na liście krajowej i 30 na regionalnej. Ochroną prawną objętych jest 39 gatunków porostów.

**Słowa kluczowe**: lichenobiota, analiza ekologiczna, gatunki zagrożone

## **19.1.** Wstęp

Bory sosnowe w północno-wschodniej Polsce to częsty element środowiska przyrodniczego. Zaliczane do związku *Dicrano-Pinion* cechują się występowaniem *Pinus sylvestris* L. oraz gatunków związanych z sosną (Matuszkiewicz 2001). Są to zbiorowiska leśne, w których udział porostów jest wyraźnie zaznaczony i zazwyczaj bardzo dobrze widoczny. Skład bioty porostów w borach sosnowych w Polsce, jak i w jej północno-wschodniej części jest w różnym stopniu udokumentowany. Najwięcej jest danych o charakterze inwentaryzacyjnym i florystycznym dużych kompleksów leśnych, w tym parków narodowych i krajobrazowych (m.in. Cieśliński, Tobolewski 1988; Lipnicki 1990; Fałtynowicz 1994; Bystrek, Matwiejuk 1999; Bystrek, Kolanko 2000; Kolanko 2005), terenów poddanych różnym stopniom antropopresji (Fałtynowicz 1992; Cieśliński 2003a). Informacje te dotyczą jednak bioty porostów i stanu jej zachowania na poszczególnych gatunkach forofitów, zróżnicowania ekologicznego porostów wybranych obszarów czy charakterystyki fitosocjologicznej zespołów porostów (Zielińska 1967; Cieśliński 1979; Kolanko 2001, 2012). Do nielicznych należą prace poświęcone wyłącznie porostom wybranych zbiorowisk czy zespołów roślinnych (Fałtynowicz 1986; Wilkoń-Michalska i in. 1998).

Niniejsza praca ma na celu ustalenie aktualnej listy gatunków porostów występujących w borach sosnowych północno-wschodniej Polski, ich zróżnicowania taksonomicznego, morfologicznego i siedliskowego, udziału gatunków chronionych i zagrożonych oraz określenia czynników zagrażających porostom borów sosnowych.

## **19.2.** Teren badań

Północno-wschodnia Polska obejmuje cztery makroregiony – Nizinę Staropruską, Pojezierze Litewskie, Pojezierze Mazurskie i Nizinę Północnopodlaską (Kondracki 1998). Obszar ten odznacza się specyficznymi cechami, które przejawiają się zarówno w budowie geologicznej, ukształtowaniu powierzchni, warunkach glebowych, stosunkach wodnych i klimatycznych oraz szacie roślinnej. Cechuje się on dużą ilością gatunków borealnych, co uwidacznia się w charakterze występujących tu zbiorowisk roślinnych, szczególnie lasów. Do charakterystycznych zespołów leśnych północno-wschodniej Polski należą borealne świerczyny niżowe a także bory sosnowe: bór sosnowy świeży *Peucedano-Pinetum* Mat.

(W. Mat. 1962) W.Mat. & J.Mat. 1973, bór sosnowy wilgotny *Molinio-caeruleae-Pinetum* W.Mat. & J.Mat. 1973, bór sosnowy bagienny *Vaccinio uliginosi-Pinetum* Kleist 1929 i bór sosnowy suchy *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927. Z borów mieszanych tego regionu Polski Matuszkiewicz (2001) wymienia również borealną świerczynę na torfie *Sphagno girgensohnii-Piceetum* Polak. 1962, świerkowo-dębowy bór mieszany *Querco-Piceetum* (W.Mat. 1952) W.Mat. & Pol. 1955, subborealny bór mieszany *Serratulo-Pinetum* (W.Mat. 1981) J.Mat. 1988 i kontynentalny bór mieszany *Querco roboris-Pinetum* (W.Mat. 1981) J.Mat. 1988.

## **19.3.** Materiał i metody

Wyniki przedstawione w niniejszej pracy pochodzą z badań własnych prowadzonych w latach 1990-2010 w 4-czterech zespołach leśnych na terenie północno-wschodniej Polski: *Cladonio-Pinetum*, *Peucedano-Pinetum*, *Molinio-caeruleae-Pinetum* oraz *Vaccinio uliginosi-Pinetum*, opierają się także danych literaturowych obejmujących okres 1980-2012. Badania terenowe przeprowadzono metodą marszrutową w borach sosnowych na terenie większości kompleksów leśnych, w tym w następujących parkach narodowych: Białowieskim, Biebrzańskim, Wigierskim i Narwiańskim, w Krajobrazowym Parku Puszczy Knyszyńskiej, Suwalskim Parku Krajobrazowym oraz mniejszych zbiorowiskach leśnych o różnym stopniu antropopresji. W trakcie badań terenowych wykonywano notatki oraz zdjęcia fitosocjologiczne, które obejmowały spis gatunków, ich frekwencję na wszystkich typach siedlisk, opis stanowiska i siedliska. Porosty na drzewach spisywano do wysokości 2,0 m. W terenie zbierane były próby plech porostów, wymagających identyfikacji w laboratorium. Porosty oznaczono metodami morfologiczno-anatomicznymi oraz za pomocą barwienia plech odczynnikami stosowanymi w lichenologii. Nazewnictwo gatunków porostów przyjęto według opracowań: Fałtynowicza (2003), Santessona i in. (2004) a rodzaju *Bryoria* za Bystrkiem (1986). Materiał zielnikowy znajduje się w herbarium Instytutu Biologii Uniwersytetu w Białymstoku.

## **19.4.** Wyniki

Porosty w borach sosnowych północno-wschodniej Polski są dobrze zauważalnym elementem krajobrazu przyrodniczego. Stanowią istotny składnik biocenozy, obecny we wszystkich poziomach zbiorowiska leśnego. Zasiedlają wszystkie

dostępne dla nich podłoża, tworząc mniejsze lub większe płaty jedno- lub wielogatunkowe. Wykaz gatunków porostów borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce, w kolejności alfabetycznej przedstawia tabela 19.1.

**Tabela 19.1.** Zróżnicowanie siedliskowe porostów borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce oraz udział gatunków zagrożonych i chronionych

| Nazwa gatunku | Podłoże | Czerwona lista krajowa/regionalna | Ochrona |
|---|---|---|---|
| *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. | Pt | EN/- | ścisła |
| *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebent. | T | -/- | . |
| *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw. | Bv, Ps | VU/- | ścisła |
| *B. implexa* (Hoffm.) Brodo &D. Hawksw. | Bv, Ps, L | CR/VU | ścisła |
| *Bryoria vrangiana* (Gyel.) Brodo & Hawksw. | Bv, Pa | CR/CR | ścisła |
| *Calicium adspersum* Pers. | L | EN/VU | |
| *C. trabinellum* (Ach.) Ach. | L | EN/CR | . |
| *Caloplaca decipiens* (Arnold) Blomb. & Forss. | be | -/- | . |
| *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin | be | -/- | . |
| *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. | be | -/- | . |
| *C. xanthostigma* (Ach.) Lettau | Pt | -/- | . |
| *Catillaria erysiboides* (Nyl.) Th. Fr. | L | EN/DD | . |
| *Cetraria aculeata* (Schreb.) Ach. | T | -/- | częściowa |
| *C. chlorophylla* (Willd.) Vain. | Bv, Jc, Ps, Pt, Qr, L | VU/- | ścisła |
| *C. ericetorum* Opiz | T | NT/VU | częściowa |
| *C. islandica* (L.) Ach. | T | VU/- | częściowa |
| *C. sepincola* (Ehrh.) Ach. | Bv, Ps | EN/- | ścisła |
| *Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell | L | EN/EN | . |
| *C. brunneola* (Ach.) Müll. Arg. | L | EN/VU | . |
| *C. chrysocephala* (Ach.) Th. Fr. | Bv, Ps, Pa | -/- | . |
| *C. ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig. | Ps | -/- | . |
| *C. furfuracea* (L.) Tibell | Ps | NT/VU | . |
| *C. phaeocephala* (Turner) Th. Fr. | Ps | EN/EN | . |
| *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. em. Ruoss | T | -/- | częściowa |
| *C. botrytes* (Hagen) Willd. | L | EN/- | . |
| *C. caespiticia* (Pers.) Flörke | L | EN/CR | . |
| *C. cenotea* (Ach.) Schaer. | Pa, L, T | -/- | . |
| *C. cervicornis* (Ach.) Flot. ssp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti | T | -/- | . |
| *C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. | Bv, Cv, Ps, T, L | -/- | . |
| *C. ciliata* (Stirt.) Harm.var. *tenuis* (Flörke) Ahti & Lai | T | -/- | częściowa |
| *C. coccifera* (L.) Willd. | T | -/VU | . |

| Nazwa gatunku | Podłoże | Czerwona lista krajowa/regionalna | Ochrona |
|---|---|---|---|
| *C. coniocraea* auct. | Bv, Jc, Ps, L, T | -/- | . |
| *C. cornuta* (L.) Hoffm. | Ps, L, T | -/- | . |
| *C. crispata* (Ach.) Flot. | Pa, L, T | -/- | . |
| *C. deformis* (L.) Hoffm. | Ps, L, T | -/- | . |
| *C. digitata* (L.) Hoffm. | Bv, Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *C. fimbriata* (L.) Fr. | Bv, Jc, Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *C. furcata* (Huds.) Schrad. | L, T | -/- | . |
| *C. glauca* Flörke | Bv, Jc, Ps, Pa, Qr, L, T | -/- | . |
| *C. gracilis* (L.) Willd. | Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *C. grayi* Merrill ex Sandst. | T | -/- | . |
| *C. macilenta* Hoffm. | Bv, Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *C. norvegica* Tønsberg & Holien | Bv | DD/- | . |
| *C. ochrochlora* Flörke | Bv, Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *C. parasitica* (Hoffm.) Hoffm. | L | EN/EN | . |
| *C. phyllophora* Hoffm. | Bv, L, T | -/- | . |
| *C. pleurota* (Flörke) Schaer. | L, T | -/- | . |
| *C. polydactyla* (Flörke) Spreng. | L. T | -/- | . |
| *C. portentosa* (Dufour) Coem. | T | -/NT | częściowa |
| *C. pyxidata* (L.) Hoffm. | Bv, Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *C. ramulosa* (With.) J.R. Laundon | L, T | -/DD | . |
| *C. rangiferina* (L.) Weber in F.H. Wigg. | Bv, L, T | -/- | częściowa |
| *C. rei* Schaer. | T | -/- | . |
| *C. scabriuscula* (Delise) Nyl. | L, T | -/- | . |
| *C. squamosa* (Scop.) Hoffm. | Ps, Pa, Qr, L, T | -/- | . |
| *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda | T | EN/EN | ścisła |
| *C. subulata* (L.) Weber in F.H. Wigg. | L, T | -/- | . |
| *C. sulphurina* (Michx.) Fr. | T | NT/NT | . |
| *C. turgida* (Ehrh.) Hoffm. | T | EN/VU | . |
| *C. uncialis* (L.) F.H. Wigg. | T | -/- | . |
| *Dibaeis baeomyces* (L.) Rambold & Hertel | T | NT/VU | . |
| *Evernia mesomorpha* Nyl. | Ps | CR/CR | ścisła |
| *E. prunastri* (L.) Ach. | Bv, Qr, L | NT/- | częściowa |
| *Fellhanera subtilis* (Vězda) Diederich et Sérus | Vm | -/- | . |
| *Hypocenomyce antracophila* (Nyl.) P. James & Gotth. Schneid. in Gotth. Schneid. | Ps | -/- | . |
| *H. caradocensis* (Leight. ex Nyl.) P.James & Gotth. Schneid. in D. Hawksw., P. James & Coppins | Ps, Pa, L | -/- | . |
| *H. scalaris* (Ach.) Choisy | Bv, Jc, Ps, Pa, L | -/- | . |
| *Hypogymnia farinacea* Zopf | Bv, L | VU/VU | ścisła |

| Nazwa gatunku | Podłoże | Czerwona lista krajowa/regionalna | Ochrona |
|---|---|---|---|
| *H. physodes* (L.) Nyl. | Bv, Cv, Jc, La, Lp, Ps, Pa, Qr, L | -/- | . |
| *H. tubulosa* (Schaer.) Hav. | Bv, Jc, Ps, Pa, Qr, L | NT/- | ścisła |
| *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. | L | EN/CR | ścisła |
| *Imshaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Meyer | Bv, Jc, Ps, Pa, L | -/- | ścisła |
| *Lecanora albescens* (Hoffm.) Flörke | be | -/- | . |
| *L. carpinea* (L.) Vain. | Pt, Qr | -/- | . |
| *L. conizaeoides* Nyl. in Cromb. | Bv, Jc, La, Ps, Pa, Qr, L | -/- | . |
| *L. dispersa* (Pers.) Sommerf. | be | -/- | . |
| *L. expallens* Ach. | La, Ps | -/- | . |
| *L. hagenii* (Ach.) Ach. | be | -/- | . |
| *L. pulicaris* (Pers.) Ach. | Ps, L | -/- | . |
| *L. saligna* (Schrad.) Zahlbr. | Bv, L | -/- | . |
| *L. symmicta* (Ach.) Ach. | Bv, L | -/- | . |
| *L. varia* (Hoffm.) Ach. | Bv | -/- | . |
| *Lecidea botryosa* (Fr.) Th. Fr. | Bv, L | VU/NT | . |
| *L. turgidula* Fr. | L | VU/VU | . |
| *Lecidella elaeochroma* (Ach.) Choisy | Pt | -/- | . |
| *Lepraria* sp. | Bv, Ps, L | -/- | . |
| *Leptogium teretiusculum* (Wallr.) Arnold | Pt | CR/CR | ścisła |
| *Micarea denigrata* (Fr.) Hedl. | Bv, Jc, Ps, L | -/- | . |
| *M. elachista* (Körb.) Coppins & R. Sant. in Coppins | Ps, L | EN/EN | . |
| *M. melaena* (Nyl.) Hedl. | Bv, Ps, L | NT/- | . |
| *M. prasina* s. lat. | Ps, Pa, L | -/- | . |
| *Ochrolechia microstictoides* Räsänen | Bv, Ps, Pa, L | -/- | . |
| *O. turneri* (Sm. in Sm. & Sowerb.) Hesselrot | Bv, Ps, Pa, L | -/- | . |
| *Parmelia sulcata* Taylor | Bv, Ps, Pa, Pt, Qr, L | -/- | . |
| *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen in Jacq.) Nyl. | Bv, Jc, Ps, Pa, Qr, L | -/- | ścisła |
| *Peltigera canina* (L.) Willd. | T | VU/- | ścisła |
| *P. didactyla* (With.) J.R. Laundon | T | -/- | ścisła |
| *P. malacea* (Ach.) Funck | T | VU/VU | ścisła |
| *P. polydactylon* (Neck.) Hoffm. | T | DD/VU | ścisła |
| *P. ponojensis* Gyeln. | T | -/- | ścisła |
| *P. rufescens* (Weiss) Humb. | T | -/- | ścisła |
| *Pertusaria albescens* (Huds.) Choisy & Werner in Werner | Pt | -/- | . |
| *P. amara* (Ach.) Nyl. | Pt | -/- | . |
| *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg | Pt, be | -/- | . |
| *Phlyctis argena* (Ach.) Flot. | Pt, Qr | -/- | . |

| Nazwa gatunku | Podłoże | Czerwona lista krajowa/regionalna | Ochrona |
|---|---|---|---|
| *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier | Pt, be | -/- | . |
| *P. dubia* (Hoffm.) Lettau | Pt, be | -/- | . |
| *P. stellaris* (L.) Nyl. | Pt | -/- | . |
| *P. tenella* (Scop.) DC. in Lam. & DC. | Pt | -/- | . |
| *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins & P. James | Bv, Ps, L, T | -/- | . |
| *P. oligotropha* (Vain.) Coppins & P. James | Bv, L, T | -/- | . |
| *P. uliginosa* (Schrad.) Coppins & P. James | L, T | -/- | . |
| *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb. | Bv, Jc, La, Ps, Pa, Qr, L | -/- | ścisła |
| *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) Choisy | be, gł | -/- | . |
| *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf | Bv, Jc, Ps, Pa, Pt, Qr, L | -/- | ścisła |
| *Pycnothelia papillaria* (Ehrh.) Dufour | T | EN/CR | ścisła |
| *Ramalina farinacea* (L.) Ach. | Bv, Pt, Qr | VU/- | ścisła |
| *R. fraxinea* (L.) Ach. | Pt | EN/- | ścisła |
| *Scoliciosporum chlorococcum* (Graeve ex Stenh.) Vězda | Bv, Jc, Ps, Pa, Qr, L | -/- | . |
| *Stereocaulon condensatum* Hoffm. | T | VU/- | ścisła |
| *S. incrustatum* Flörke | T | EN/EN | ścisła |
| *Strangospora moriformis* (Ach.) Stein | Bv, Ps, Pa, L | -/- | . |
| *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins & P. James | Bv, Jc, Ps, L, T | -/- | . |
| *T. granulosa* (Hoffm.) Lumbsch | Jc, Ps, Pa, L, T | -/- | . |
| *Usnea filipendula* Stirt. | Bv, Ps, Pa, Qr, L | VU/- | ścisła |
| *U. hirta* (L.) Weber ex F.H. Wigg. | Bv, Jc, Ps, Pa, L | VU/- | ścisła |
| *U. subfloridana* Stirt. | Bv, Ps, Pa, L | EN/- | ścisła |
| *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai | Bv, Jc, Ps, Pa, L | NT/- | ścisła |
| *Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr. | be | -/- | . |
| *X. parietina* (L.) Th. Fr. | Bv, Pt, be | -/- | . |
| *X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber | Bv, Pt | -/- | . |

Objaśnienia: Bv – *Betula pendula*, Cv – *Calluna vulgaris*, Jc – *Juniperus communis*, La – *Larix decidua*, Lp – *Ledum palustre*, Pa – *Picea abies*, Ps – *Pinus sylvestris*, Pt – *Populus tremula*, Qr – *Quercus robur*, Vm – *Vaccinium myrtillus*, L – martwe drewno, be – podłoże skalne pochodzenia antropogenicznego, gł – podłoże skalne pochodzenia naturalnego, T – gleba

Źródło: opracowanie własne.

### **19.4.1.** Zróżnicowanie taksonomiczne

Biota porostów borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce jest bogata i liczy 131 gatunków, reprezentowanych przez 45 rodzajów z 20 rodzin. Do najliczniejszych rodzajów należą *Cladonia* (37 gatunków) i *Lecanora* (10). Zdecydowana większość rodzajów reprezentowana jest jednak tylko przez jeden gatunek. Rodziny najbogatsze w gatunki to Cladoniaceae (40 gatunków), Lecideaceae (18) i Parmeliaceae (10).

### **19.4.2.** Zróżnicowanie morfologiczne

Porosty borów sosnowych na badanym terenie występują we wszystkich podstawowych formach morfologicznych. Zdecydowanie dominują tu gatunki o plechach skorupiastych (36%). Drugą co do wielkości grupą (28%) są porosty o plechach dwupostaciowych reprezentowane przez rodzaj *Cladonia*. Udział procentowy pozostałych gatunków wielkoplechowych, listkowatych i krzaczkowatych jest niższy i wynosi odpowiednio 18% i 12%. Najmniej stwierdzono porostów plakodiowych (4%) i łuseczkowatych (2%).

### **19.4.3.** Zróżnicowanie siedliskowe

Porosty w badanych zespołach borów sosnowych kolonizują wszystkie dostępne im podłoża i rosną często w dużej liczbie okazów na korze wszystkich gatunków drzew i krzewów, obumarłych konarach i gałęziach, złuszczonej korze, szyszkach, pniakach, konstrukcjach drewnianych, glebie, głazach i kamieniach oraz strukturach betonowych. Wszystkie odnotowane gatunki porostów należą do czterech grup siedliskowych: epifitów, epiksylitów, epigeitów i epilitów.

#### 19.4.3.1. Porosty epifityczne

Najliczniejszą grupę siedliskową porostów tworzą epifity – 81 gatunków (62% ogółu lichenobioty), w tym 26 związanych jest wyłącznie z korą drzew. W borach sosnowych północno-wschodniej Polski porosty epifityczne zasiedlają wszystkie gatunki forofitów, w tym borówkę czarną (*Vaccinium myrtillus* L.), bagno zwyczajne (*Ledum palustre* L.) oraz wrzos zwyczajny (*Calluna vulgaris* (L.) Hull). Zarówno liczba gatunków jak i wielkość populacji porostów jest uzależniona m.in. od gatunku i wieku drzewa, wysokości na pniu, warunków mikroklimatycznych, zbiorowiska leśnego oraz działalności człowieka. Szczególnie bogatą biotą porostów cechują się sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris* L.) – 50 gatunków, brzoza brodawkowata

(*Betula pendula* Roth) – 49, świerk zwyczajny (*Picea abies* (L.) H. Karst) – 31, topola osika (*Populus tremula* L.) – 20 i jałowiec pospolity (*Juniperus communis* L.) – 18. Dąb szypułkowy (*Quercus robur* L.) oraz modrzew europejski (*Larix decidua* Mill.) odznaczają się uboższym składem gatunkowym epifitów, który wynosi odpowiednio 16 i 4 gatunki.

Porosty nadrzewne odnotowano we wszystkich badanych zespołach borowych i wszędzie są one grupą dominującą. Trzon ich lichenobioty stanowią gatunki rzędu *Hypogymnietalia physodo-tubulosae* Barkman 1958 oraz ubikwistyczne chrobotki, które kolonizują nasadę pni. Najcenniejsze gatunki porostów stwierdzono w starodrzewach, gdzie panują ustabilizowane i optymalne warunki dla ich rozwoju. Najstarsze drzewa są ostojami dla gatunków rzadkich, zagrożonych, będących reliktami puszczańskimi, jak np. *Bryoria implexa*, *Calicium adspersum*, *Chaenotheca brachypoda*, *Evernia mesomorpha*, *Micarea elachista*.

### 19.4.3.2. Porosty epiksyliczne

Podłożem dla tej grupy porostów epiksylicznych jest martwe drewno pochodzenia naturalnego (pniaki, kłody, uschłe gałęzie) oraz antropogenicznego (drewniane konstrukcje). Jest to druga co do liczby gatunków grupa ekologiczna. Drewno kolonizuje 68 gatunków porostów. Jednak tylko 10 (m.in. *Calicium trabinellum*, *Catillaria erysiboides*, *Cladonia botrytes*, *C. parasitica*, *Icmadophila ericetorum*, *Lecidea turgidula*) to epiksylity obligatoryjne, związane wyłącznie z martwym drewnem. Pozostałe zasiedlają również inne typy substratów, w tym korę drzew i krzewów, glebę oraz podłoże skalne (Tab. 19.1). Porosty stwierdzone na drewnie pochodzenia naturalnego to duża i zróżnicowana taksonomicznie grupa obejmująca 62 gatunki. Zdecydowana większość to taksony pospolite. Na pniakach i kłodach dominują chrobotki (*Cladonia chlorophaea*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. macilenta*), zaś na uschłych gałęziach *Lecanora conizaeoides*, *Hypogymnia physodes*, *L. pulicaris*, *L. symmicta*, *Parmelia sulcata*, *Platismatia glauca*, *Pseudevernia furfuracea* i *Usnea filipendula*. Gatunkami rzadkimi są *Icmadophila ericetorum*, *Chaenotheca brachypoda*, *C. brunneola*, *Lecidea turgidula* czy *Micarea elachista* o wąskiej amplitudzie ekologicznej, preferujące wyłącznie lasy o naturalnym charakterze (Cieśliński, Tobolewski 1988; Cieśliński 2003a). Porosty związane z martwym drewnem pochodzenia antropogenicznego w borach sosnowych stanowią zdecydowanie uboższą grupę od wyżej opisanej – liczy ona 30 gatunków. Często tworzą one różnej wielkości płaty ugrupowań zdominowanych przez kilka gatunków, np. *Evernia prunastri*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora conizaeoides*, *Lecanora symmicta*, *Micarea denigrata*, *Parmelia sulcata*, *Placynthiella icmalea*.

Skład taksonomiczny epiksylitów jest różny w poszczególnych zespołach borowych. W borze bagiennym i wilgotnym martwe drewno podlega szybszym zmianom, stąd zróżnicowanie gatunkowe porostów jest bardziej zmienne, podlegają one również silniejszej konkurencji ze strony mszaków niż w przypadku boru suchego i świeżego.

### 19.4.3.3. Porosty epigeiczne

Porosty epigeiczne stanowią trzecią co do wielkości grupę siedliskową. Na glebie badanego terenu stwierdzono 52 gatunki (40% ogółu lichenobioty), z czego prawie połowa to epigeity obligatoryjne (Tab. 19.1). Porosty naziemne najliczniej występują w suchych i świeżych borach sosnowych. W pozostałych typach borów ich udział jest bardzo mocno ograniczony dostępnością substratu i są one nielicznie reprezentowane. W zespołach *Cladonio-Pinetum* i *Peucedano-Pinetum* epigeity tworzą grube, wielobarwne kobierce na śródleśnych polankach, skarpach, przecinkach, obrzeżach lasów oraz w prześwietlonych starodrzewach. Ich płaty, często przerośnięte mszakami zajmują nierzadko wielkie powierzchnie na dnie lasu. Dominują pospolite gatunki ubikwistyczne, cechujące się szeroką amplitudą ekologiczną, wkraczające na korę drzew, próchniejące pniaki i inne siedliska. Licznie reprezentowane są *Cetraria aculeata* i *C. islandica*, a także *Cladonia arbuscula*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. phyllophora*, *C. portentosa*, *C. rangiferina* i *C. uncialis* tworzące duże populacje. Pionierskim gatunkiem, który masowo zasiedla odkrytą glebę na obrzeżach borów i młodników sosnowych jest *Placynthiella uliginosa*. Do gatunków rzadkich odnotowanych z nielicznych i pojedynczych stanowisk należą *Dibaeis baeomyces*, *Pycnothelia papillaria*, *Stereocaulon condensatum* i *S. incrustatum*.

### 19.4.3.4. Porosty epilityczne

Porosty epifityczne są najmniej liczną ze wszystkich grup ekologicznych. Podłożem dla porostów naskalnych są kamienie oraz konstrukcje betonowe. Brak typowych dla tej grupy siedliskowej substratów powoduje, że epility w borach sosnowych są nieliczne i słabo rozpowszechnione. Na wyżej wymienionych podłożach stwierdzono tylko 12 gatunków, w tym 8 to epility obligatoryjne (Tab. 19.1). Na podłożach naturalnych odnotowano jedynie *Protoparmeliopsis muralis*. Największe znaczenie dla występowania epilitów mają siedliska pochodzenia antropogenicznego (struktury betonowe). Dominują tu pospolite gatunki kalcyfilne. Najczęściej spotykane są *Caloplaca decipiens*, *C. saxicola*, *Candelariella aurella*, *Lecanora albescens*, *L. dispersa, Phaeophyscia orbicularis*, *Protoparmeliopsis muralis* i *Xanthoria parietina*.

### 19.4.4. Udział gatunków zagrożonych i chronionych

W biocie porostów badanych zespołów borów sosnowych odnotowano 39 gatunków objętych ochroną prawną, w tym 31 ochroną ścisłą, 8 ochroną częściową i 3 wymagające ochrony strefowej (Tab. 19.1). Porosty chronione należą głównie do wielkoplechowych epifitów, w mniejszym stopniu reprezentowane są przez epigeity i epiksylity. Gatunki wymagające ochrony strefowej w promieniu do 50 m od granic stanowiska to *Usnea filipendula*, *U. hirta* i *U. subfloridana* (Dz. U. Nr 168, poz. 1765).

Wśród porostów borów sosnowych odnotowano 48 gatunków zagrożonych, w tym 45 na liście krajowej (Cieśliński i in. 2006) i 30 na regionalnej (Cieśliński 2003b). Na liście krajowej najwięcej gatunków umieszczonych jest w wyższych kategoriach zagrożenia (CR, EN i VU) – 35 gatunków i 10 w kategoriach o niższym zagrożeniu (NT i DD). Podobna jest sytuacja w przypadku listy regionalnej (Tab. 19.1). Gatunkami zagrożonymi są głównie porosty epifityczne, epiksyliczne i epigeiczne. Gatunki zagrożone w różnych kategoriach stanowią 37% wszystkich gatunków porostów występujących w borach sosnowych północno-wschodniej Polski.

## 19.5. Dyskusja i podsumowanie

Biota porostów północno-wschodniej Polski jest bardzo bogata i mocno zróżnicowana pod względem taksonomicznym. Cieśliński (2003a) wymienia z tego obszaru 527 gatunków stwierdzonych podczas współcześnie prowadzonych badań oraz kilkadziesiąt dalszych, znanych z literatury jednak obecnie nie potwierdzonych. Taksony odnotowane w borach sosnowych północno-wschodniej Polski stanowią prawie 25% całej bioty porostów tego regionu.

Informacje dotyczące porostów borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce są liczne, ale zazwyczaj fragmentaryczne. Zawarte są w opracowaniach inwentaryzacyjnych dużych kompleksów leśnych, zarówno chronionych jak i o różnym stopniu antropopresji. W rezultacie prace te umożliwiają jedynie oszacowanie liczby i zróżnicowania gatunkowego porostów w borach sosnowych. W mniej licznych źródłach bibliograficznych można odnaleźć dane o preferencjach siedliskowych czy kondycji i roli wybranych gatunków w odniesieniu do biocenozy (Cieśliński, Tobolewski 1988, Bystrek, Matwiejuk 1999; Bystrek, Kolanko 2000, Cieśliński 2003a). Podobne informacje, w tym także dotyczące zmian w zbiorowiskach leśnych znajdują się w pracach fitosocjologicznych (Kolanko 2001, 2012).

Analiza i porównanie bioty porostów borów sosnowych w północno-wschodniej Polsce, jak i w innych regionach kraju jest niezwykle trudna z kilku powodów. Jednym z nich jest brak dobrze zdefiniowanych i podanych w literaturze stanowisk badawczych, jak i brak nazwy zespołu zbiorowiska roślinnego, w którym prowadzono badania. Jako stanowisko często podawane jest określenie „bór sosnowy", „las sosnowy", „las sosnowo-świerkowy". W takiej sytuacji nie sposób określić o jaki konkretny zespół boru sosnowego chodzi. Utrudnia lub uniemożliwia to również określenie frekwencji dla poszczególnych gatunków porostów.

W porównaniu do innych regionów Polski biota porostów borów sosnowych badanego obszaru północno-wschodniej Polski jest uboższa niż w północno-zachodniej części Borów Tucholskich, która liczy ponad 150 gatunków (Fałtynowicz 1986; Lipnicki 1990). Znacznie mniejszą liczbę taksonów z borów sosnowych Wyżyny Kielecko Sandomierskiej podaje Cieśliński (1979). W borze bagiennym (*Vaccinio uliginoso-Pinetum*) odnotował on 23, a w borze suchym (*Cladonio-Pinetum*) 34 gatunki porostów. Liczby te jednak dotyczą tylko porostów naziemnych, brak tu informacji na temat pozostałych grup siedliskowych. Podobnie przedstawia się udział porostów naziemnych w Puszczy Kampinoskiej (Zielińska 1967). Na szczególne podkreślenie zasługuje praca Fałtynowicza (1986) ukazująca udział i rolę porostów a także ich sukcesję podczas kolejnych stadiów rozwoju boru chrobotkowego w Borach Tucholskich. Autor ten analizuje nie tylko epigeity, ale również pozostałe grupy ekologiczne porostów, co daje pełny obraz lichenobioty badanej fitocenozy. Na terenie tym prowadzone były również badania nad zależnością pomiędzy różnorodnością gatunkową porostów naziemnych i nadrzewnych a siedliskiem i fazą rozwojową fitocenoz (Wilkoń-Michalska i in. 1998). Zróżnicowanie taksonomiczne porostów w borach sosnowych, szczególnie *Cladonio-Pinetum* w północno-wschodniej Polsce nie różni się zasadniczo od stwierdzonych w innych rejonach kraju. Wśród epigeitów zdecydowanie dominują przedstawiciele rodzaju *Cladonia*, często osiągając wysokie stopnie pokrycia i stałości. Różnice dotyczą występowania niektórych gatunków. Gatunkami rzadkimi, znanymi z pojedynczych lub nielicznych stanowisk w północno-wschodniej Polsce są m.in. *Cladonia norvegica*, *C. parasitica*, *C. portentosa*, *C. ramulosa*, *C. sulphurina*, *Icmadophila ericetorum*, *Felhanera subtilis*, *Hypocenomyce antracophila*, *Hypogymnia farinacea* (Cieśliński, Tobolewski 1988; Cieśliński 2003a). *Cladonia stellaris* w okolicach Gugien w Biebrzańskim Parku Narodowym tworzy olbrzymie płaty średnicy kilkudziesięciu metrów (Kolanko 2005).

Liczna grupa porostów „cennych", objętych ochroną a także zamieszczonych na Czerwonej liście zarówno krajowej jak i regionalnej, występowanie takich gatunków jak *Bryoria implexa*, *Calicium adspersum*, *Chaenotheca brachypoda*,

*C. brunneola*, *Cladonia parasitica*, *Icmadophila ericetorum*, *Lecidea turgidula* czy *Micarea elachista* uznawanych za relikty puszczańskie (Cieśliński 2003a), świadczy o optymalnych warunkach do życia jakie panują w badanych zbiorowiskach leśnych.

W porównaniu z innymi regionami kraju północno-wschodnia Polska cechuje się bardzo dobrze zachowanymi warunkami środowiska przyrodniczego. Pomimo tego nawet na tym obszarze można stwierdzić wzrastający wpływ antropopresji. Do głównych czynników antropogenicznych, które wpływają na stan bioty porostów w borach sosnowych należą emisje przemysłowe o zasięgu regionalnym i globalnym a także gospodarka leśna (zręby zupełne, obniżanie wieku rębności drzew, usuwanie martwego drewna z dna lasu). Coraz większe znaczenie ma także wydeptywanie porostów naziemnych oraz zbieractwo plech w celach ozdobnych. Wraz z działalnością człowieka wzrasta synantropizacja, do zespołów leśnych w tym borów sosnowych są wprowadzane substraty, które w nich normalnie nie występują – podłoża betonowe oraz struktury drewniane. Są one kolonizowane przez gatunki porostów wapieniolubnych, nitrofilnych, obcych dla borów sosnowych, a które w ten sposób wkraczają na nowe tereny.

## Literatura


Bystrek J. 1986. Species of the genus *Bryoria* Brodo et D. Hawksw. (Lichenes, *Usneaceae*) in Europe. Bull. Pol. Acad. Sci., Biological Sciences 34, 10: 293-300.

Bystrek J., Kolanko K. 2000. Porosty (*Lichenes*) Puszczy Knyszyńskiej. BiS, Lublin.

Bystrek J., Matwiejuk A. 1999. Porosty obszarów chronionych i proponowanych do ochrony w lasach wigierskich. Annales UMCS, C 54: 93-124.

Cieśliński S. 1979. Udział oraz rola diagnostyczna porostów naziemnych w zbiorowiskach roślin naczyniowych Wyżyny Kielecko-Sandomierskiej i jej pobrzeży. Wyższa Szkoła Pedagogiczna, Kielce.

Cieśliński S. 2003a. Atlas rozmieszczenia porostów (Lichenes) w Polsce Północno-Wschodniej. Phytocoenosis. Suppl. Cartogr. Geobot. 15, Warszawa-Białowieża, 430.

Cieśliński S. 2003b. Czerwona lista porostów zagrożonych w Polsce Północno-Wschodniej. [W:] Czyżewska K. (red.), Zagrożenie porostów w Polsce. Monogr. Bot. 91: 91-130.

Cieśliński S., Tobolewski Z. 1988. Porosty Puszczy Białowieskiej i jej zachodniego przedpola. Phytocoenosis 1 (N.S.) Suppl. Cartogr. Geobot. 1, Warszawa-Białowieża, 216.

Cieśliński S., Zielińska J. (red.) 1994. Materiały do flory porostów Puszczy Knyszyńskiej. Fragm. Flor. Geobot. Ser. Polonica 1: 49-61.

Cieśliński S., Czyżewska K., Fabiszewski J. 2006. Red list of the lichens in Poland. [W:] Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W., Szeląg Z. (red.), Red list of plants and fungi in Poland. W Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków 6: 71-89.

Fałtynowicz W. 1986. The dynamics and role of lichens in a managed Cladonia-Scotch Pine Forest (*Cladonio-Pinetum*). Monogr. Bot. 69: 1-97.

Fałtynowicz W. 1992. The lichens of Western Pomerania (NW Poland) an ecogeographical study. Polish Bot. Stud. 4.1:1-182.

Fałtynowicz W. (red.) 1994. Porosty Wigierskiego Parku Narodowego. Parki nar. Rez. przyr. 13.3: 9-28.

Fałtynowicz W. 2003. The lichens, lichenicolous and allied Fungi of Poland – an annotated checklist. Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Kolanko K. 2001. Epiphytic lichen-dominated communities in the Knyszyńska Forest. Annales UMCS, C 66: 141-153.

Kolanko K. 2005. Porosty Biebrzańskiego Parku Narodowego i terenów przylegających. [W:] Przyroda Biebrzańskiego Parku Narodowego. Monografia. Dyrcz A., Werpachowski C. (red.), Biebrzański Park Narodowy. Osowiec Twierdza, 149-160.

Kolanko K. 2012. Differentiation and dynamic tendencies of epiphytic lichen associations of birch (*Betula* sp.) in Biebrza National Park. [W:] Biological diversity – from cell to ecosystem. Łaska G. (red.), Agencja Wydawnicza EkoPress, Białystok, 239-252.

Kondracki J. 1998. Geografia regionalna Polski. PWN, Warszawa.

Lipnicki L. 1990. Porosty Borów Tucholskich. Acta Mycol., 26.1: 119-175.

Matuszkiewicz J.M. 2001. Zespoły leśne Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 lipca 2004 r. w sprawie gatunków dziko występujących grzybów objętych ochroną (Dz. U. Nr 168, poz. 1765).

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Museum of Evolution, Uppsala University, Uppsala.

Wilkoń-Michalska J., Lipnicki L., Nienartowicz A., Deptuła M. 1998. Rola porostów w funkcjonowaniu borów sosnowych. [W:] Różnorodność biologiczna porostów. Czyżewska K. (red.), Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź, 103-121.

Zielińska J. 1967. Porosty Puszczy Kampinoskiej. Monogr. Bot., 24: 1-129.

# 20 Porosty Ełku w województwie warmińsko-mazurskim

Anna **Matwiejuk** / Emilia **Wójtowicz**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny, Instytut Biologii
Zakład Botaniki

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: matwiej@uwb.edu.pl

## Streszczenie

Celem pracy jest przedstawienie dokumentacji florystycznej obrazującej bioróżnorodność bioty porostów na terenie Ełku, z uwzględnieniem uwarunkowań siedliskowych poszczególnych gatunków. Praca przedstawia listę 78. gatunków porostów odnotowanych w Ełku. Wśród nich 11 gatunków należy do zagrożonych w Polsce. Porosty występują na korze wszystkich gatunków drzew i krzewów, martwym drewnie, kamieniach, betonie, podmurówkach, zaprawie murarskiej, tynku i mszakach. Najcenniejsze składniki lichenobioty należą do grupy gatunków zagrożonych w skali krajowej. Są to: *Melanelixia subargentifera*, *Physconia perisidiosa*, *Ramalina fraxinea*, *R. pollinaria*, *Usnea hirta* i inne.

**Słowa kluczowe:** biota porostów, występowanie, Ełk

## 20.1. Wstęp

Miasto Ełk, położone w województwie warmińsko-mazurskim to największe i najludniejsze miasto na Mazurach, które stanowi interesujący obszar badawczy, dotychczas niedoceniony. Od 2012 roku na jego obszarze prowadzone są badania nad porostami. Różnorodność gatunkowa bioty porostów miasta jest wymiernym wskaźnikiem presji antropogenicznej zachodzącej w różnych przedziałach czasowych oraz panujących uwarunkowań przyrodniczych (Motiejúnaite, Fałtynowicz 2005).

W Polsce badania nad porostami prowadzono w wielu miastach, zróżnicowanych pod względem wielkości (dużych i małych), funkcji: często o charakterze uzdrowiskowym, oraz lokalizacji położonych na niżu i w górach. W Polsce północno-wschodniej biotę porostów opracowano, między innymi dla następujących ośrodków: Olsztyna (Kubiak 2005), Białegostoku (Matwiejuk 2007), Ciechanowca (Matwiejuk, Kolanko 2007), Mielnika (Matwiejuk 2008), Drohiczyna (Matwiejuk 2009a), Bociek (Matwiejuk 2009b), Białowieży (Matwiejuk 2011), Narwi (Matwiejuk, Korobkiewicz 2012). Biota porostów Ełku nie posiadała dotychczas opracowania. Jedynie Cieśliński (2003) podaje 37 gatunków porostów z boru sosnowo-świerkowego położonego na południu poza granicami miasta.

Celem pracy jest przedstawienie dokumentacji florystycznej obrazującej bioróżnorodność bioty porostów na terenie Ełku, z uwzględnieniem uwarunkowań siedliskowych poszczególnych gatunków. Na realizację głównego celu złożyło się kilka zadań cząstkowych: 1) poznanie bogactwa gatunkowego, różnorodności taksonomicznej oraz zróżnicowania morfologicznego porostów na terenie Ełku, 2) analiza udziału poszczególnych grup ekologicznych porostów, 3) określenie udziału porostów w różnych rejonach miasta, w tym na terenach zielonych, 4) poznanie swoistych enklaw charakteryzujących się dużą bioróżnorodnością porostów, 5) analiza udziału gatunków zagrożonych i chronionych, 6) określenie zasięgu występowania porostów zagrożonych i chronionych.

Przyjmując, że różne rejony miasta (tereny zabudowane, tereny zielone, lasy, tereny przy drogach) charakteryzują się odmiennymi warunkami mikroklimatycznymi oraz stopniem antropopresji, postawiono następującą hipotezę roboczą: występowanie porostów jest ściśle związane i modyfikowane przez warunki abiotyczne i biotyczne w określonym rejonie miasta, przy czym: częstotliwość występowania porostów epifitycznych jest zależna od stopnia zagęszczenia drzew, a częstotliwość występowania porostów epilitycznych i epiksylicznych, jest zależna od dostępności podłoży.

## **20.2.** Opis terenu badań

Ełk jest miastem położonym w północno-wschodniej Polsce, w województwie warmińsko-mazurskim. Miasto powstało jako podgrodzie zamku krzyżackiego w końcu XIV wieku, a prawa miejskie uzyskało w 1445 roku. Ełk jest największym i najludniejszym miastem na Mazurach oraz głównym ośrodkiem przemysłowym i kulturalnym w regionie. Miasto leży nad Jeziorem Ełckim, Jeziorem Sunowo i rzeką Ełk, będącą dopływem Biebrzy. Ponadto w obrębie miasta znajdują się dwa niewielkie jeziora: Selmęt Mały i Szyba. Ełk zajmuje powierzchnię 21,07 $km^2$, w tym użytki leśne stanowią 4% obszaru. Zamieszkuje go 59 370 mieszkańców. Miasto jest położone na przecięciu dróg prowadzących do Białegostoku (droga krajowa nr 65) oraz do Augustowa i Olsztyna (droga krajowa nr 16).

## **20.3.** Materiał i metodyka badań

**Badania terenowe**. Badania przeprowadzono na terenie Ełku w latach 2012-2013, na 35. stanowiskach badawczych (Tab. 20.1). Spisy florystyczne i materiał zbierany był przy użyciu metody marszrutowej. Stanowiska wybierano w taki sposób, by ustalić pełny i aktualny stan zróżnicowania gatunkowego i siedliskowego porostów na terenie Ełku. W celu przedstawienia modyfikującego wpływu warunków miejskich na biotę porostów, na badanym terenie wyróżniono 4 strefy badań: 1) tereny mieszkaniowe, 2) drogi (drzewa wzdłuż dróg), 3) tereny zielone (parki, skwery, cmentarze) oraz 4) lasy. Porosty epifityczne badano na pojedynczych drzewach o średnicy pni > 30 cm. Na każdym stanowisku monitorowano co najmniej pięć drzew. Na każdym stanowisku rejestrowano wszystkie gatunki porostów występujące na korze drzew, na wysokości od podstawy do 2,5 m. Dla każdego gatunku podano stopień pokrycia pni według sześciostopniowej skali pokrycia Braun-Blanqueta. Porosty epilityczne i epiksyliczne badano na zróżnicowanych podłożach naturalnych i antropogenicznych.

**Metody identyfikacji gatunków i przyjęta nomenklatura**. Porosty były identyfikowane za pomocą rutynowych badań mikroskopowych i technik laboratoryjnych, stosowanych w badaniach lichenologicznych. W razie potrzeby, stosowano także analizę chromatografii cienkowarstwowej TLC, z użyciem solwentu A lub/i C (Orange i in. 2001).

Nomenklaturę gatunków przyjęto według Fałtynowicza (2003), z wyjątkiem następujących taksonów: *Melanohalea exasperatula* (Blanco i in. 2004) i *Melane-*

*lixia fuliginosa* (Arup, Sandler Berlin 2011), *Caloplaca flavocitrina* (Arup 2006), *C. pusilla* (Gaya 2009), *Lecanora saxicola* (Laundon 2010), *Cladonia coniocraea* (Pino-Bodas i in. 2011).

Materiały zielnikowe znajdują się w Zielniku Instytutu Biologii Uniwersytetu w Białymstoku.

## **20.4.** Wyniki

**Zróżnicowanie taksonomiczne**. Na terenie Ełku odnotowano 78 gatunków porostów z 35. rodzajów. Najliczniej reprezentowane są gatunki rodzaju: *Lecanora* (16 gatunków), *Physcia* (6), *Caloplaca* (5) oraz *Candelariella* i *Xanthoria* (po 4).

**Zróżnicowanie morfologiczne**. Porosty zlokalizowane na terenie Ełku reprezentowane są przez wszystkie formy morfologiczne. W biocie badanego terenu dominują porosty wykształcające różne typy plech skorupiastych. Stanowią one 55% ogółu gatunków. Wśród porostów skorupiastych, dużą grupę stanowią gatunki pionierskie, kolonizujące antropogeniczne podłoża skalne (betonowe konstrukcje, kamienie) oraz gładką korę drzew. Drugą co do wielkości grupą są porosty listkowate (29%), reprezentowane głównie przez porosty nitrofile i synantropijne. Porosty o plechach krzaczkowatych są grupą mniej liczną, obejmują 8% ogółu bioty. Udział porostów z innych grup morfologicznych jest niewielki i wynosi około 1-2%.

**Grupy siedliskowe porostów**. Porosty zaobserwowane na badanym terenie, występują na wszystkich możliwych do zasiedlenia podłożach: na korze drzew i krzewów liściastych i iglastych, mszakach, konstrukcjach drewnianych, kamieniach, betonie, zaprawie murarskiej, tynku i metalu. Brak jest jedynie porostów naziemnych.

**Epifity**. Kora drzew (28. zidentyfikowanych gatunków) jest podłożem dla licznych porostów. Spośród 78. gatunków porostów odnotowanych na badanym terenie, 51 rosło na korze drzew, w tym 39 stanowiły obligatoryjne epifity. Najbogatszą lichenobiotę odnotowano na korze drzew liściastych: *Tilia cordata* (35 gatunków), *Acer platanoides* (32), *Quercus robur* (23), *Fraxinus excelsior* (22), *Betula pendula* i *Acer pseudoplatanus* (odpowiednio po 21), *Sorbus aucuparia* (20). Zwraca uwagę mała liczba gatunków kolonizujących korę drzew iglastych. Kora sosny zwyczajnej w lasach jest zasiedlana zaledwie przez pięć gatunków porostów: *Chaenotheca ferruginea*, *Cladonia coniocraea*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora conizaeoides*, *Lepraria incana*. Są to gatunki pospolite i ubikwistyczne. Interesująca jest biota epifityczna lipy. Znaleziono na niej rzadkie taksony, takie jak: *Melanelixia*

*subargentifera*, *Pertusaria coccodes*, *Physconia perisidiosa*, *Ramalina pollinaria*. Na większości drzew przydrożnych, w lichenobiocie duży udział mają wielkoplechowe nitrofilne porosty z następujących rodzajów: *Physcia* (*P. adscendens*, *P. dubia*, *P. stellaris*, *P. tenella*), *Phaeophyscia* (*P. orbicularis*), *Physconia* (*P. enteroxantha*, *P. grisea*), *Ramalina* (*R. farinacea*, *R. fraxinea*) oraz *Xanthoria* (*X. parietina*, *X. polycarpa*). Największą liczbę stanowisk oraz najwyższe współczynniki pokrycia osiągają gatunki, które poza korą drzew występują także na innych podłożach. Są to jednocześnie gatunki tworzące grupę najczęściej spotykanych w biocie porostów Ełku: *Xanthoria parietina* (35 stanowisk), *Phaeophyscia orbicularis* (34), *Physcia dubia* i *Parmelia sulcata* (po 32). Z rzadkich gatunków epifitycznych należy wymienić: *Cetraria chlorophylla* (stan. 19), *Hypogymnia tubulosa* (14, 15), *Melanelixia subargentifera* (29, 34), *Physcia aipolia* (22), *Physconia perisidiosa* (29), *Ramalina farinacea* (14, 15, 17, 19, 29), *R. fraxinea* (15, 19, 25, 33), *R. pollinaria* (29) i *Usnea hirta* (15, 19). Rozmieszczenie porostów epifitycznych na terenie Ełku jest nierównomierne i wiąże się to z faktem, że wiele ulic oraz nieużytków pozbawionych jest zupełnie drzew.

**Epility**. Drugą pod względem liczebności grupę siedliskową – 32 gatunki – stanowią porosty naskalne, z czego 22 to epility wyłączne. Rosną one na podłożu pochodzenia naturalnego i antropogenicznego. Kamienie występują rzadko, głównie na terenie miasta i zabudowań (mury, podmurówki i nagrobki). Gatunkami obligatoryjnymi są m.in.: *Acarospora fuscata*, *Aspicilia cinerea*, *Candelariella coralliza*, *Lecanora polytropa*, *Physcia caesia*, *Porpidia crustulata*, *Rhizocarpon distinctum*, *Xanthoria elegans*. Bogata jest biota porostów występujących na sztucznych podłożach o właściwościach podobnych do skał, takich jak beton, zaprawa murarska, tynk. Rosną na nich gatunki wapieniolubne lub tolerujące obecność węglanu wapnia, takie jak: *Caloplaca flavocitrina*, *C. decipiens*, *C. pusilla*, *Lecanora albescens*, *L. dispersa* i *Xanthoria parietina*. Towarzyszą im liczne gatunki nitrofilne z rodziny *Physciaceae*.

**Epiksylity**. Porosty martwego drewna reprezentowane są przez jedynie 10 gatunków. Zasiedlają one głównie drewniane konstrukcje (płoty, krzyże, ławki). Gatunkiem wyłącznym jest *Lecanora varia*.

**Epibriofity**. Na mszakach odnotowano tylko proszkowate plechy *Lepraria incana*, gatunku zasiedlającego również inne typy podłoży, głównie korę drzew.

**Porosty nietypowych podłoży**. Na terenie Ełku stwierdzono trzy gatunki porostów rosnących na metalu (krzyżach, poręczach, elementach ogrodzenia). Są to: *Caloplaca pusilla*, *Physcia dubia* i *Xanthoria polycarpa*.

**Udział porostów w różnych rejonach badawczych**. Spośród 78. gatunków porostów odnotowanych na obszarze miasta, 54 występuje na terenach zielonych, 48 na terenach zabudowanych, 47 przy drogach i 25 w lasach. Niewielka liczba gatunków porostów w lasach wynika z faktu, że lasy położone w granicach administracyjnych miasta są to zdegenerowane lasy sosnowe, z bardzo bujną warstwą podszycia.

Na uwagę zasługują cztery stanowiska, będące swoistymi enklawami porostów w Ełku: promenada wzdłuż Jeziora Ełckiego (stan. 14 i 15), stary cmentarz ewangelicki z XIX wieku (stan. 29) oraz cmentarz miejski (stan. 19). Na promenadzie odnotowano bowiem 39 gatunków porostów (51% ogółu bioty porostów Ełku), w tym 4 gatunki wyłączne: *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora saligna*, *L. umbrina* i *Pseudevernia furfuracea*. Cmentarz ewangelicki, położony w lesie, to siedlisko dla 21. gatunków porostów, w tym 5. wyłącznych: *Pertusaria albescens*, *P. amara*, *P. coccodes*, *Physconia perisidiosa* i *Ramalina pollinaria*. Na cmentarzu miejskim stwierdzono występowanie 23. gatunków, w tym 2 taksony wyłączne: *Candelariella coralliza* i *Cetraria chlorophylla*.

**Udział porostów zagrożonych wyginięciem i chronionych**. Spośród 78. gatunków porostów zidentyfikowanych w Ełku, 11 gatunków umieszczonych jest na Czerwonej liście porostów wymarłych i zagrożonych w Polsce (Cieśliński i in. 2006), w tym 2 gatunki w kategorii wymierających – EN (*Physconia perisidiosa*, *Ramalina fraxinea*), 5 w kategorii narażonych – VU (*Cetraria chlorophylla*, *Melanelixia subargentifera*, *Ramalina farinacea, R. pollinaria, Usnea hirta*), 4 w kategorii bliskich zagrożeniu – NT (*Evernia prunastri*, *Hypogymnia tubulosa*, *Pertusaria coccodes*, *Physcia aipolia*). Najbardziej zagrożoną grupą ekologiczną Ełku są porosty epifityczne.

Na terenie Ełku, 11 gatunków grzybów zlichenizowanych objętych jest ochroną prawną, z czego 10 ochroną całkowitą (*Cetraria chlorophylla*, *Hypogymnia tubulosa*, *Melanohalea exasperatula*, *Melanelixia fuliginosa*, *M. subargentifera*, *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina farinacea*, *R. fraxinea*, *R. pollinaria* i *Usnea hirta*) i 1 ochroną częściową (*Evernia prunastri*).

Największą liczbę taksonów chronionych stwierdzono na obszarach nieleśnych strefy miejskiej. Na tę sytuację wpływa fakt objęcia ochroną licznej grupy porostów, w dużej mierze eurytopowych, występujących często na siedliskach silnie przekształconych lub stworzonych przez człowieka (apoporosty, por. Fałtynowicz 1994), takich jak np.: drzewa przydrożne, drzewa rosnące na skwerach i w parkach. Zasięg występowania porostów chronionych oraz zagrożonych pokrywa się, ponieważ zasiedlają one głównie korę różnych gatunków forofitów na terenach zielonych miasta.

## Wykaz gatunków porostów:

***Acarospora fuscata*** (Nyl.) Arnold. – kamienie; stan.: 10, 27

***Amandinea punctata*** (Hoffm.) Coppins & Scheid. – kora: *Acer platanoides*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Salix alba*; stan.: 15, 16, 22, 28

***Aspicilia cinerea*** (L.) Körb. – kamienie; stan.: 11

***Caloplaca flavocitrina*** (Nyl.) H. Olivier – konstrukcje betonowe, lastryko, tynk, kamienie; stan.: 1, 2, 10, 19, 20, 27, 30-32, 34

***Caloplaca decipiens*** (Arnold) Blomb. & Forss. – betonowe konstrukcje, kamienie; stan.: 2, 10, 11, 20, 21, 30, 35

***Caloplaca flavovirescens*** (Wulfen) Dalla Torre & Sarnth – betonowe konstrukcje; stan.: 26

***Caloplaca oasis*** (A. Massal.) Szat. – kora: *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, betonowe konstrukcje, kamienie; stan.: 5, 10, 11, 14, 27, 30, 35

***Caloplaca pusilla*** (A. Massal.) Zahlbr. – betonowe konstrukcje, tynk, metal; stan.: 5, 14, 18, 19, 21, 26, 33, 35

***Candelaria concolor*** (Dicks.) Stein – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*; stan.: 1, 8, 10, 14, 17

***Candelariella aurella*** (Hoffm.) Zahlbr. – betonowe konstrukcje, kamienie, martwe drewno; stan.: 3, 5, 10, 11, 14, 16, 18, 19, 24, 26, 27, 29, 33, 35

***Candelariella coralliza*** (Nyl.) H. Magn. – kamienie, stan.: 19

***Candelariella vitellina*** (Hoffm.) Müll. Arg. – kamienie, betonowe konstrukcje, martwe drewno; stan.: 10, 19, 20, 27, 30, 34, 35

***Candelariella xanthostigma*** (Ach.) Lettau – kora: *Acer paltanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Crataegus leavigata*, *Fagus sylvatica*, *Forsythia* × *intermedia*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Populus alba*, *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *Pyrus communis*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, martwe drewno; stan.: 1, 2, 4-21, 23-26, 30-33

***Cetraria chlorophylla*** (Will.) Vain. – kora: *Quercus robur*; stan.: 19

***Chaenotheca ferruginea*** (L.) Tibell – kora: *Pinus sylvestris*; stan.: 28

***Cladonia chlorophaea*** (Flörke ex Sommerf.) Spreng. – kora: *Pinus sylvestris*; stan.: 28

***Cladonia coniocraea*** auct. – kora: *Tilia cordata*; stan.: 7

***Cladonia fimbriata*** (L.) Fr. – kora: *Tilia cordata*; stan.: 7, 14

***Evernia prunastri*** (L.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*; stan.: 2, 6-8, 11, 13-17, 19, 22, 25, 28, 31, 33-35

***Hypocenomyce scalaris*** (Ach.) Choisy – kora: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Populus alba*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*; stan.: 2, 14, 15, 17-19, 28, 29, 31

***Hypogymnia physodes*** (L.) Nyl. – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccharinum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Larix decidua*, *Pinus nigra*,

*P. sylvestris*, *Populus alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Tilia cordata*, martwe drewno, kamienie; stan.: 7, 8, 10, 11, 13-17, 19, 22-26, 28, 29, 34, 35

***Hypogymnia tubulosa*** (Schaer.) Hav. – kora: *Tilia cordata*, *Populus tremula*; stan.: 14, 15

***Lecania cyrtella*** (Ach.) Th. Fr. – kora: *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*; stan.: 22, 24

***Lecanora albescens*** (Hoffm.) Flörke. – betonowe konstrukcje; stan.: 2, 4, 5, 11, 14, 16, 18-21, 24, 26, 30

***Lecanora allophana*** (Ach.) Nyl. – kora: *Acer saccharinum*, *Populus alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *Rhus typhina*, *Sorbus aucuparia*; stan.: 15, 16, 24, 25, 27, 33

***Lecanora carpinea*** (L.) Vain. – kora: *Acer campestre*, *A. saccharinum*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Malus* x *purpurea*, *Populus alba*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*; stan.: 8, 16, 22, 24-29, 34, 35

***Lecanora chlarotera*** Nyl. – kora: *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*; stan.: 8, 14, 35

***Lecanora conizaeoides*** Nyl. in Cromb. – kora: *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*; stan.: 8, 15, 28, 29

***Lecanora crenullata*** Hook – betonowe konstrukcje; stan.: 33

***Lecanora dispersa*** (Pers.) Sommerf. – betonowe konstrukcje, kamienie; stan.: 4, 5, 11, 16, 19, 20, 21, 24, 26, 27, 30, 34, 35

***Lecanora expallens*** Ach. – kora: *Acer platanoides*; stan.: 3

***Lecanora hagenii*** (Ach.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *A. psedoplatanus*, *A. saccharinum*, *Fraxinus excelsior*, *Rhus typhina*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*; stan.: 15, 24-27

***Lecanora polytropa*** (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. – kamienie; stan.: 10, 11

***Lecanora pulicaris*** (Pers.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Prunus spinosa*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Ulmus laevis*, martwe drewno; stan.: 5, 22, 24, 25, 27, 28, 34, 35

***Lecanora saligna*** (Schrad.) Zahlbr. – kora: *Tilia cordata*; stan.: 14

***Lecanora saxicola*** (Pollich) Ach. – kamienie, betonowe konstrukcje; stan.: 10, 11, 15, 20, 16, 27

***Lecanora symmicta*** (Ach.) Ach. – kora: *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*; stan.: 22, 26

***Lecanora umbrina*** (Ach.) A. Massal. – kora: *Betula pendula*, *Tilia cordata*; stan.: 14, 15

***Lecanora varia*** (Hoffm.) Ach. – martwe drewno; stan.: 5, 34

***Lecidea fuscoatra*** (L.) Ach. – kamienie; stan.: 27

***Lecidella elaeochroma*** (Ach.) Choisy – kora: *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*; stan.: 13-16, 22, 24-28, 30, 31, 34, 35

***Lecidella stigmatea*** (Ach.) Hertel & Leuckert – betonowe konstrukcje; stan.: 16, 19

***Lepraria elobata*** Tønsberg – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*; stan.: 14, 15

***Lepraria incana*** (L.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Populus alba*, *Pyrus communis*, *Quercus robur*, *Salix alba*, *S. caprea*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Thuja occidentalis*, mszaki, betonowe konstrukcje; stan.: 2, 7, 8, 10, 14-17, 19, 20, 23, 28, 29, 31

***Lepraria lobificans*** Nyl. – *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*; stan.: 19, 29

***Melanohalea exasperatula*** (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsh – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, martwe drewno, kamienie; stan.: 8, 10, 13, 15, 16, 19, 24, 25, 28, 31, 34

***Melanelixia fuliginosa*** (Fr. ex Duby) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Rhus typhina*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus laevis*; stan.: 1, 7, 8, 10, 14-18, 20, 22, 25, 27, 30, 31, 33, 34

***Melanelixia subargentifera*** (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*; stan.: 29, 34

***Parmelia sulcata*** Taylor – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Fagus sylvatica*, *Forsythia* x *intermedia*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *Prunus avium*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Pyrus communis*, *Rosa canina*, *Salix alba*, *S. caprea*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus laevis*, kamienie, martwe drewno; stan.: 1, 2, 4-17, 19, 20, 22-35

***Pertusaria albescens*** (Huds.) Choisy & Werner in Werner – kora: *Tilia cordata*; stan.: 29

***Pertusaria amara*** (Ach.) Nyl. – kora: *Tilia cordata*; stan.: 29

***Pertusaria coccodes*** (Ach.) Nyl. – kora: *Tilia cordata*; stan.: 29

***Phaeophyscia nigricans*** (Flörke) Moberg – kora: *Fraxinus excelsior*, betonowe konstrukcje, kamienie; stan.: 5, 11, 15, 16, 24

***Phaeophyscia orbicularis*** (Neck.) Moberg. – kora: *Acer campestre*, *A. negundo*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Malus domestica*, *Pinus nigra*, *Populus alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *Prunus avium*, *P. domestica* subsp. *syriaca*, *P. spinosa*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix alba*, *S. caprea*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, betonowe konstrukcje, kamienie, martwe drewno; stan.: 1-24, 26-35

***Phlyctis argena*** (Ach.) Flot. – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Quercus rubra*, *Salix caprea*, *Sorbus intermedia*, *Thuja occidentalis*, *Tilia cordata*; stan.: 7, 10, 13, 15, 16, 19, 20, 24, 28, 29, 31

***Physcia adscendens*** (Fr.) H. Olivier – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus laevis*, betonowe konstrukcje, martwe drewno; stan.: 1, 2, 6, 8, 10-15, 20, 22, 24, 25, 27, 29, 30, 32-35

***Physcia aipolia*** (Ehrh. ex Humb.) Fürnrohr subsp. ***aipolia*** – kora: *Acer platanoides*; stan.: 22

***Physcia caesia*** (Hoffm.) Fürnrohr – kamienie, betonowe konstrukcje; stan.: 15, 27, 29

***Physcia dubia*** (Hoffm.) Lettau – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Populus alba*, *Pyrus communis*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Rosa canina*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Thuja occidentalis*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos, Ulmus laevis,* martwe drewno, betonowe konstrukcje, kamienie, metal; stan.: 1-11, 13-17, 19-34

***Physcia stellaris*** (L.) Nyl. subsp. ***stellaris*** – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Malus* x *purpurea*, *Padus avium*, *Populus tremula*, *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *Prunus spinosa*, *Quercus rubra*, *Q. robur*, *Rhus typhina*, *Robinia pseudoacacia*, *Rosa canina*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus laevis*; stan.: 8, 11, 13, 15, 16, 18, 22-28, 30, 32-35

***Physcia tenella*** (Scop.) DC. im Lam. & DC. – kora: *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Platanus x hispanica*, *Prunus spinosa*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, martwe drewno, kamienie, betonowe konstrukcje; stan.: 8, 10, 11, 15, 16, 19, 22, 24-26, 32, 34

***Physconia enteroxantha*** (Nyl.) Poelt – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*; stan.: 1, 5, 6, 8, 11, 15, 16, 19, 20, 24, 25, 30-32, 35

***Physconia grisea*** (Lam.) Poelt – kora: *Acer platanoides*, *A. platanoides*, *A. saccharinum*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Salix alba*, *S. caprea*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, martwe drewno; stan.: 9-19, 22-25, 30, 31

***Physconia perisidiosa*** (Erichsen) Moberg – kora: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*; stan.: 29

***Porpidia crustulata*** (Ach.) Hertel & Knoph in Hertel – kamienie; stan.: 11

***Pseudevernia furfuracea*** (L.) Zopf. – kora: *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*; stan.: 14, 15

***Ramalina farinacea*** (L.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*; stan.: 14, 15, 17, 19, 29

***Ramalina fraxinea*** (L.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *P. tremula*, *Quercus robur*; stan.: 15, 19, 25, 33

***Ramalina pollinaria*** (Westr.) Ach. – kora: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*; stan.: 29

***Rhizocarpon distinctum*** Th. Fr. – kamienie; stan.: 11

***Scoliciosporum chlorococcum*** (Graewe ex Stenh.) Vězda – kora: *Betula pendula*; stan.: 14

***Scoliciosporum umbrinum*** (Ach.) Arnold – kora: *Acer platanoides*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pyrus communis*, kamienie; stan.: 11. 23, 26, 29, 34

***Usnea hirta*** (L.) Weber ex F.H. Wigg. – kora: *Quercus robur*; stan.: 15, 19

***Verrucaria muralis*** Ach. – betonowe konstrukcje; stan.: 20, 31

***Verrucaria nigrescens*** Pers. – betonowe konstrukcje, kamienie; stan.: 11
***Xanthoria candelaria*** (L.) Th. Fr. – kora: *Tilia cordata*; stan.: 14
***Xanthoria elegans*** (Link) Th. Fr. – kamienie; stan.: 11
***Xanthoria parietina*** (L.) Th. Fr. – kora: *Acer campestre*, *A. negundo*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fagus sylvatica*, *Forsythia* x *intermedia*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Malus* x *purpurea*, *Picea abies*, *Platanus* x *hispanica, Populus alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *P. spinosa*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Rhus typhina, Robinia pseudoacacia*, *Rosa canina*, *Salix alba*, *S. caprea*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Thuja occidentalis*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, martwe drewno, betonowe konstrukcje, kamienie; stan.: 1-35
***Xanthoria polycarpa*** (Hoffm.) Rieber – kora: *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. saccachirum*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Populus nigra*, *Pyrus communis*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Rhus typhina*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, martwe drewno, metal; stan.: 1, 2, 5, 6, 8, 10, 13-16, 18, 19, 22-28, 30, 33-35.

**Tabela. 20.1.** Wykaz stanowisk badawczych na terenie Ełku

| Nr. | Lokalizacja | Substraty |
|---|---|---|
| 1. | ul. Jarosława Dąbrowskiego, park przy dworcu | *Acer platanoides*, *A. negundo*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia*, *Robinia pseudoacacia*, betonowy murek |
| 2. | ul. Adama Mickiewicza | *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *Tilia cordata*, betonowe konstrukcje (mur, słupy) |
| 3. | ul. Wawelska | *Tilia cordata*, betonowe słupy |
| 4. | ul. Gdańska | *Tilia cordata*, betonowe słupy |
| 5. | ul. Stanisława Moniuszki (odcinek między ul. Gdańską a ul. Marii Konopnickiej) | *Acer saccharinum*, *Tilia cordata*, betonowe słupy, drewniane płoty |
| 6. | ul. Stanisława Moniuszki (odcinek między ul. Marii Konopnickiej a ul. Józefa Piłsudskiego) | *Sorbus aucuparia Tilia cordata* |
| 7. | ul. Marii Konopnickiej | *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, betonowy murek |
| 8. | ul. 3 Maja, Park Solidarności | *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *Crataegus laevigata*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Quercus robur* |
| 9. | ul. Armii Krajowej | *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* |

| Nr. | Lokalizacja | Substraty |
|---|---|---|
| 10. | ul. Juliusza Słowackiego, skwer im. Gen. Aleksandra Krzyżanowskiego „Wilka” | *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsrior*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix alba*, *Tilia cordata*, *Larix decidua* i betonowe konstrukcje, kamień |
| 11. | ul. Wojska Polskiego (odcinek od skrzyżowania z ul. Władysława Sikorskiego do skrzyżowania z ul. Tadeusza Kościuszki) | *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudo-acacia*, *Tilia cordata,* kamienie, betonowe konstrukcje |
| 12. | ul. Franklina Delano Roosevelta | *Acer platanoides* |
| 13. | ul. Zamkowa | *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsrios*, *Robinia pseudoacacia*, *Tilia cordata* |
| 14. | ul. Kazimierza Pułaskiego (Aleja 1000-lecia), Promenada nad Jeziorem Ełckim | *Acer platanoides*, *Salix alba*, *Tilia cordata*, betonowe słupy |
| 15. | ul. Nadjeziorna (Aleja Lubelska), Promenada nad Jeziorem Ełckim | *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Alnus glutino-sa*, *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Fraxinus excel-sior*, *Quercus robur*, *Populus alba*, *P. tremula*, *Salix alba*, *Tilia cordata*, kamienie |
| 16. | Nad rzeką Ełk (ujście rzeki Ełk) | *Acer pseudoplatanus*, *A. saccharicum*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus laevis*, kamie-nie, betonowe konstrukcje |
| 17. | ul. Wojska Polskiego, odcinek od rzeki Ełk do ronda z ulicami Kilińskiego i Targowej | *Acer platanoides*, *Tilia cordata* |
| 18. | ul. Targowa | *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur*, *Salix alba*, betonowy słup |
| 19. | ul. Cmentarna, cmentarz miejski | *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Thuja occidentalis*, betonowe nagrobki, kamien-ne nagrobki, metalowe krzyże, drewniane krzyże, ścięte pniaki |
| 20. | ul. Tadeusz Kościuszki | *Acer platanoides*, *Populus nigra*, *Tilia cordata,* betonowe konstrukcje |
| 21. | ul. Elizy Orzeszkowej | *Tilia cordata*, mur ceglany, betonowe konstrukcje |
| 22. | Plac Jana Pawła II | *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Pinus nigra*, *Platanus × hispanica*, *Robinia pseudoacacia*, *Quercus robur*, *Q. rubra, Salix alba*, *Ulmus laevigata* |
| 23. | ul. Stefana Żeromskiego | *Betula pendula*, *Pyrus communis*, *Tilia cordata* |
| 24. | ul. Jana Kilińskiego | *Acer platanoides*, *A. saccharinum*, *Betula pendula*, *For-sythia × intermedia*, *Prunus domestica* subsp. *syriaca*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus aucuparia* |
| 25. | ul. Koszykowa | *Acer saccharinum*, *A. pseudoplatanus*, *Sorbus aucuparia* |

| Nr. | Lokalizacja | Substraty |
|---|---|---|
| 26. | ul. Mariannpolska | *Betula pendula*, *Larix decidua*, *Malus × purpurea*, *Pinus nigra*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus intermedia*, *Tilia cordata*, betonowe i metalowe konstrukcje |
| 27. | ul. Jana Pawła II | *Betula pendula, Elaeagnus angustifolia*, *Populus alba*, *Prunus avium*, *Rhus typhina*, *Sorbus intermedia*, *Tilia cordata*, kamienie, betonowe konstrukcje |
| 28. | Las sosnowy (ul. Grajewska) | *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata* |
| 29. | Cmentarz Ewengalicki z XIX wieku w lesie | *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Thuja occidentalis*, *Tilia cordata*, mszaki, betonowe nagrobki, martwe drewno (pniaki, gałęzie) |
| 30. | ul. Władysława Sikorskiego | *Acer campestre*, *A. platanoides*, *Crataegus laevigata*, *Fraxinus excelsior*, *Malus domestica*, *Populus nigra*, *Sorbus intermedia*, *Tilia platyphyllos*, betonowe słupy, martwe drewno |
| 31. | ul. Kajki | *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus intermedia*, *Tilia cordata*, betonowe konstrukcje |
| 32. | ul. 11 Listopada | *Aesculus hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, betonowe konstrukcje |
| 33. | ul. Warszawska | *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Populus alba*, *P. nigra*, betonowe konstrukcje |
| 34. | Osiedle Północ | *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Malus domestica*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus aucuparia*, *S. intermedia*, *Tilia platyphyllos*, betonowe konstrukcje |
| 35. | ul. Grodzieńska | *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Rosa canina*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, betonowe, drewniane i metalowe konstrukcje |

Źródło: badania własne.

## **20.5.** Dyskusja i wnioski

Porównanie wyników badań własnych z danymi z innych miast Polski północno-wschodniej wskazuje na znaczne bogactwo gatunków porostów występujących w tym regionie Polski. Ogólna liczba gatunków jest zbliżona do wyników badań uzyskanych w innych miastach o podobnej do Ełku liczbie mieszkańców, udokumentowanych w literaturze lichenologicznej (Matwiejuk, Kolanko 2007; Matwiejuk 2008, 2009a, b, 2011; Matwiejuk, Korobkiewicz 2012). Na podkreślenie zasługuje fakt, że analizowane miasta wyróżnia duża liczba gatunków rosnących na korze drzew i krzewów (Białowieża – 68. gatunków, Boćki – 57., Ciechanowiec – 55., Ełk – 51., Mielnik – 47., Narew – 46., Drohiczyn – 43.). Duża różnorodność gatunkowa i obfitość występowania porostów wynika ze zróżnicowanych warunków siedliskowych, dużego zagęszczenia i zróżnicowania gatunkowego forofitów w miastach. Występowanie porostów na terenie miasta jest ścisłe związane i modyfikowane przez warunki abiotyczne i biotyczne w określonym rejonie miasta. Badania potwierdziły, że częstotliwość występowania porostów epifitycznych na obszarach nieleśnych strefy miejskiej jest zależna od stopnia zagęszczenia drzew, a częstotliwość występowania porostów epilitycznych, epigeicznych i epiksylicznych jest zależna od dostępności podłoży. Wśród porostów naskalnych najliczniej reprezentowaną grupą siedliskową są porosty wapieniolubne, związane z betonem. Są one rozpowszechnione, zwłaszcza w strefie miejskiej. Do najpospolitszych należą: *Lecanora albescens*, *L. dispersa*, *Caloplaca decipiens*, *C. pusilla*, *Candelariella aurella*, *Phaeophyscia orbicularis* i *Xanthoria parietina*. Często pokrywają duże powierzchnie, zwłaszcza na starych tynkach domów, murach i słupach. We wszystkich miasteczkach można wyróżnić grupę gatunków, które znalazły tu optymalne warunki życia. Są to pospolite porosty nitrofilne, pyłolubne z rzędu *Buelliales* oraz z rodziny *Lecanoraceae*, rosnące często w dużych populacjach.

Wydaje się, iż uzyskane wyniki są w znacznej mierze reprezentatywne i dają wymierny obraz stanu zachowania tej grupy organizmów na obszarze Ełku. W każdym badanym rejonie miasta odnotowano gatunki interesujące (objęte ochroną, zagrożone wymarciem, rzadkie), co podnosi walory ogólnoprzyrodnicze tego miasta.

## Literatura

Arup U. 2006. A new taxonomy of the *Caloplaca citrina* group in the Nordic countries, except Ireland. Lichenologist, 38(1): 1-20.

Arup U. 2009. The *Caloplaca holocarpa* group in the Nordic countries, except Iceland. Lichenologist, 41(2): 111-130.

Arup U., Sandler Berlin E. 2011. A taxonomic study of *Melanelixia fuliginosa* in Europe. Lichenologist, 43: 89-97.

Blanco O., Crespo A., Divakar P. K., Esslinger T. L., Hawksworth D. L., Lumbsch H. T. 2004. *Melanelixia* and *Melanohalea*, two new genera segregated from *Melanelia* (Parmeliaceae) based on molecular and morphological data. Cambridge University Press Copyright. Mycol. Res., 108(8): 873-884.

Cieśliński S. 2003. Atlas rozmieszczenia porostów (Lichenes) w Polsce Północno-Wschodniej. Phytocoenosis. Supplementum Cartographiae Geobotanicae 15, Warszawa-Białowieża.

Cieśliński S., Czyżewska K., Fabiszewski J. 2006. Red list of the Lichenes in Poland. [W:] Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W., Szeląg Z. (red.), Red list of Plants and Fungi in Poland. Czerwona lista roślin i grzybów Polski. W. Szafer Institute of Biology, Polish Academy of Sciences, Kraków, 71-90.

Fałtynowicz W. 1994. Propozycja klasyfikacji porostów synantropijnych. Wprowadzenie do dyskusji. Arboretum Bolestraszyce, 2: 21-30.

Fałtynowicz W. 2003. The lichens lichenicolous and allied fungi of Poland. An annotated checklist. Krytyczna lista porostów i grzybów naporostowych Polski. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Kubiak D. 2005. Lichens and lichenicolous fungi of Olsztyn town (NE) Poland. Acta Mycol., 40(2): 293-332.

Laundon J. R. 2010. *Lecanora antiqua*, a new saxicolous species from Great Britain, and the nomenclature and authorship of *L. albescens, L. conferta* and *L. muralis*. Lichenologist, 42(6): 631-635.

Matwiejuk A. 2007. Porosty Białegostoku. Analiza florystyczno-ekologiczna. Tom I. Wydaw. „Ekonomia i Środowisko”, Białystok.

Matwiejuk A. 2008. Lichens of Mielnik over river Bug (Podlasie, Eastern Poland). Opole Scientific Society. Nature Journal, 41: 5-18.

Matwiejuk A. 2009. Lichens of Drohiczyn on the Bug River (Podlasie, Eastern Poland). Rocz. AR Poznań 388, Botanica Steciana, 13: 57-62

Matwiejuk A. 2009. Porosty miejscowości Bociek i okolic na Podlasiu (NE Poland). Lichens of the Boćki and its surroundings in Podlasie (NE Poland). Opole Scientific Society. Nature Journal, 42: 49-61.

Matwiejuk A. 2011. Anthropogenic changes of lichen biota of the Białowieża (Podlasie, Estern Poland). Rocz. AR Pozn. 390, Botanica Steciana, 15: 51-60.

Matwiejuk A., Kolanko K. 2007. Lichens of Ciechanowiec and its environs (Eastern Poland). AR Pozn. 386, Botanica Steciana, 11: 85-93.

Matwiejuk A., Korobkiewicz K. 2012. Lichens of Narew and its surrounding (Podlasie, NE Poland). Rocz. AR Pozn. 391, Botanica Steciana, 16: 93-100.

Motiejúnaite J., Fałtynowicz W. 2005. Effect of land-use on lichen diversity in the transboundary region of Lithuania and northeastern Poland. Ekologija, 3: 34-43.

Orange A., James P. W., White, F. J. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. British Lichen Society, London.

Pino-Bodas R., Burgaz A. R., Martin M. P., Lumbsch H. T. 2011. Phenotypical plasticity and homoplasy complicate species delimitation in the *Cladonia gracilis* group (Cladoniaceae, Ascomycota). Organisms Diversity Evolution, 11(5): 245-355.

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 lipca 2004 r. w sprawie gatunków dziko występujących grzybów objętych ochroną (Dz. U. Nr 168, poz. 1765).

http://pl.wikipedia.org/wiki/Ełk

# 21 Materiały do bioty porostów Podlasia. I. Wieś Krynickie, gmina Zabłudów (Polska północno-wschodnia)

Sylwia **Kiercul**

Politechnika Białostocka
Wydział Budownictwa i Inżynierii Środowiska
Katedra Ochrony i Kształtowania Środowiska

ul.: Wiejska 45E, 15-351 Białystok
e-mail: sylwiakiercul@op.pl

## Streszczenie

Celem badań jest przedstawienie dokumentacji florystycznej, opisującej różnorodność bioty porostów w okolicach wsi Krynickie, położonej w województwie podlaskim w gminie Zabłudów. Badania prowadzono w 2012 roku na 7. stanowiskach badawczych. W badaniach określono zróżnicowanie gatunkowe porostów występujących na korze drzew i krzewów, na mchach, drewnie (pochodzenia naturalnego i antropogenicznego), na glebie, głazach narzutowych, betonie, cegłach i stalowych elementach bram. W pracy opisano 75. gatunków, które reprezentują zróżnicowane morfologicznie formy. Opisane taksony należą do epifitów (39. gatunków), epiksyli (29.), epilitów (22.), epigeitów (19.) i epibryofitów (5.). Odnotowano również 10. taksonów zasiedlających specyficzne wytwory antropogeniczne, tj.: cegły (2. gatunki) i stalowe elementy ogrodzeń wokół posesji (8.). Interesującym zjawiskiem jest również kolonizowanie jednych gatunków porostów przez inne (5. taksonów).

**Słowa kluczowe:** różnorodność, Podlasie, porosty

## **21.1.** Wstęp

Różnorodność lichenobioty dużych miast w Polsce, jak dotąd, opisano w stosunku do takich miejscowości, jak: Lublin (Rydzak 1953), Radom (Cieśliński 1974), Warszawa (Zimny, Kucińska 1974), Olsztyn (Kubiak 2005) i Białystok (Matwiejuk 2007). W wypadku mniejszych miejscowości, z regionu północno-wschodniej Polski, badania nad bogactwem gatunkowym porostów opisano między innymi dla Mielnika (Matwiejuk 2008) i Bociek (Matwiejuk 2009). Głównym celem niniejszego opracowania jest przedstawienie dokumentacji florystycznej, opisującej różnorodność bioty porostów w okolicach niewielkiej wsi Krynickie zlokalizowanej na Podlasiu.

## **21.2.** Teren badań

Krynickie to niewielka wieś o powierzchni 1475 ha (Wydział Geodezji, Katastru i Nieruchomości Starostwa Powiatowego w Białymstoku 2012), licząca 227 mieszkańców (Ewidencja Ludności Gminy Zabłudów 2012) i położona na obszarze Niziny Północnopodlaskiej, na granicy 2. mezoregionów: Wysoczyzny Białostockiej i Doliny Górnej Narwi (Kondracki 2013). Lichenobiota tych terenów, obszarów o charakterze rolniczym, nie była, jak dotąd, rozpoznana.

## **21.3.** Materiał i metody

Badania na terenie wsi Krynickie oraz w jej okolicach prowadzono od lipca do października 2012 roku. Dokonano spisu porostów, uwzględniając rodzaj podłoża, na którym występują, a także wykonano dokumentację fotograficzną wybranych gatunków. Materiał oznaczano standardowymi metodami morfologiczno-anatomicznymi (Nowak, Tobolewski 1975). Nazewnictwo gatunków porostów przyjęto za Diederich i in. (2013), za wyjątkiem: *Lecanora albescens* i *L. dispersa* – za Śliwą (2007), a *Melanohalea exasperatula* i *Xanthoparmelia delisei* – za Blanco i in. (2004a, b). Gatunki umieszczone na „*Czerwonej liście porostów w Polsce*" podano za Cieślińskim i in. (2006), a taksony objęte ochroną prawną – za Rozporządzeniem Ministra Środowiska z dnia 9 lipca 2004 roku w sprawie ochrony gatunkowej grzybów (Dz.U. Nr 168, poz. 1765). Klasyfikację lichenobioty, w stosunku do stopnia antropogenicznych przemian zbiorowisk leśnych, przyjęto za Cieślińskim (2003a),

a przynależność poszczególnych taksonów do określonych grup apoporostów – za Olech (1998). Współrzędne geograficzne dla stanowisk badawczych wyznaczono za pomocą odbiornika GPS.

Wykaz stanowisk badawczych:

1 – las położony około 600 m od wsi Krynickie (52°58'57,5"N/23°13'41,3"E), podłoża: kora drzew, drewno (pniaki), gleba;
2 – las położony około 500 m od wsi Krynickie (52°58'57,0"N/23°13'41,7"E), podłoża: kora drzew, drewno (pniaki), gleba;
3 – fragment lasu sosnowego (52°59'07,6"N/23°13'39,7"E), podłoża: kora drzew i krzewów, drewno (pniaki), gleba;
4 – las za posesją prywatną (52°58'45,4"N/23°13'48,2"E), podłoża: kora drzew i krzewów, mech, drewno (pniaki), gleba, betonowe słupy;
5 – wieś Krynickie, opuszczona posesja na początku wsi (52°58'54,2"N/23°14'11,6"E), podłoża: drewno (płot), metalowe elementy ogrodzeniowe;
6 – główna ulica wsi Krynickie, stanowisko zbiorcze (od punktu 52°58'54,2"N/23°14'11,6"E do 52°58'58,1"N/23°15'15,2"E), podłoża: kora drzew (w tym owocowych i ozdobnych) i krzewów, drewno (płot), gleba, głazy narzutowe, betonowe podmurówki (w tym mur pamiątkowego pomnika), betonowe słupy, metalowe konstrukcje (bramy, hydrant), cegły;
7 – wjazd do wsi Krynickie (52°58'54,2"N/23°14'06,9"E), głazy narzutowe w otoczeniu drzew, podłoża: kora drzew, mchy, drewno (opadłe gałęzie), gleba, głazy narzutowe, drut kolczasty (oplatający jeden z głazów narzutowych).

## **21.4.** Wyniki

### **21.4.1.** Zróżnicowanie florystyczne porostów

Na badanym terenie odnotowano 76 taksonów, w tym 75 w randze gatunku. Listę ułożono według schematu: nazwa gatunku – numer stanowiska – podłoża.

Oznaczenia drzew i krzewów – drzewa: Ah – *Aesculus hippocastanum*, Ap – *Acer platanoides*, Bp – *Betula pendula*, Fe – *Fraxinus excelsior*, Ld – *Larix decidua*, Pn – *Populus nigra*, Ps – *Pinus sylvestris*, Pt – *Populus tremula,* Qr – *Quercus* robur, Sa – *Salix alba*, drzewa owocowe i użytkowe: C – *Cerasus* sp., M –*Malus* sp., P – *Prunus* sp., krzewy: Jc – *Juniperus communis,* Rt – *Rhus typhina,* Sv – *Syringa vulgaris*.

***Baeomyces rufus*** (Huds.) Rebent.– 6, 7, podłoża: powierzchnia plechy *Parmelia sulcata* i *Physcia adscendens,* głaz narzutowy,
***Buellia punctata*** (Hoffm.) A. Massal. – 1, 2, 3, 4, 6, 7, kora drzew (Ah, Bp, Ps, Sa), drewno (pniaki, płot),
***Caloplaca citrina*** (Hoffm.) Th. Fr. *s. l.* – 6, betonowa podmurówka,
***Caloplaca decipiens*** (Arnold) Blomb. & Forssell – 6, mur pamiątkowego pomnika, betonowe słupy,
***Caloplaca holocarpa*** (Ach.) A. E. Wade *s. l.* – 6, 7, kora drzew (Bp), betonowe słupy,
***Caloplaca saxicola*** (Hoffm.) Nordin – 6, betonowe słupy,
***Candelaria concolor*** (Dicks.) Stein – 6, kora drzew (Sa),
***Candelariella aurella*** (Hoffm.) Zahlbr. – 5, 6, 7, głaz narzutowy, mur pamiątkowego pomnika, betonowa podmurówka, betonowe słupy, metalowe elementy ogrodzeniowe,
***Candelariella reflexa*** (Nyl.) Lettau – 6, drewno (płot),
***Candelariella vitellina*** (Hoffm.) Müll. Arg. – 5, drewno (płot),
***Cetraria aculeata*** (Schreb.) Fr. – 3, gleba,
***Cetraria islandica*** (L.) Ach.– 1, 2, 3, gleba,
***Chaenotheca ferruginea*** (Sm.) Mig. – 1, 3, kora drzew (Ps),
***Cladonia arbuscula*** (Wallr.) Flot. subsp. ***arbuscula*** – 1, 2, 3, gleba,
***Cladonia arbuscula*** (Wallr.) Flot. subsp. ***mitis*** (Sandst.) Ruoss – 1, gleba,
***Cladonia cervicornis*** subsp. ***verticillata*** (Hoffm.) Ahti – 3, gleba,
***Cladonia chlorophaea*** (Sommerf.) Spreng. *s. l.* – 1, 2, 3, drewno (pniaki), gleba,
***Cladonia coniocraea*** (Flörke) Spreng. – 1, 3, 4, 5, 7, kora drzew (Bp, Ps), powierzchnia plechy *Lecanora muralis*, drewno (pniaki), gleba,
***Cladonia cornuta*** (L.) Hoffm. – 1, 3, kora drzewa (Bp), drewno (pniaki), gleba,
***Cladonia digitata*** (L.) Hoffm. – 3, gleba,
***Cladonia fimbriata*** (L.) Fr. – 1, 2, 3, 4, 5, kora drzew (Bp, Ps), mech, drewno (płot), gleba,
***Cladonia floerkeana*** (Fr.) Flörke – 1, drewno (pniaki),
***Cladonia furcata*** (Huds.) Schrad. subsp. ***furcata*** – 3, gleba,
***Cladonia glauca*** Flörke *s. l.* – 1, kora drzew (Ps),
***Cladonia gracilis*** (L.) Willd. – 3, gleba,
***Cladonia macilenta*** Hoffm. – 1, gleba,
***Cladonia phyllophora*** Hoffm. – 3, gleba,
***Cladonia portentosa*** (Dufour) Coem. – 3, gleba,
***Cladonia pyxidata*** (L.) Hoffm. subsp. ***pyxidata*** *s. l.* – 3, gleba,
***Cladonia rangiferina*** (L.) F. H. Wigg. – 1, 2, 3, gleba,
***Cladonia subrangiformis*** Sandst. – 3, gleba,
***Cladonia subulata*** (L.) F. H. Wigg. *s. l.* – 1, 2, gleba,
***Cladonia uncialis*** (L.) F. H. Wigg. subsp. ***biuncialis*** (Hoffm.) M. Choisy – 2, gleba,
***Evernia prunastri*** (L.) Ach. – 2, 3, 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Bp, Ps, Sa), powierzchnia plechy *Hypogymnia physodes*, drewno (płot), głaz narzutowy,

***Hypocenomyce scalaris*** (Ach.) M. Choisy – 3, 4, 5, 6, 7, kora drzew (Bp, Ps, Sa), drewno (płot),

***Hypogymnia physodes*** (L.) Nyl. – 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, kora drzew (Ap, Bp, C, Ld, M, Ps, Qr, Sa) i krzewów (Jc, Rt, Sv), mech, drewno (pniaki, płot), głaz narzutowy, betonowy słup, cegły, metalowe elementy ogrodzeniowe (w tym stalowa pomalowana farbą brama), hydrant,

***Hypogymnia tubulosa*** (Schaer.) Hav. – 1, 2, 3, kora drzew (Ps),

***Imshaugia aleurites*** (Ach.) S. L. F. Meyer – 1, kora drzew (Ps),

***Lecanora albescens*** (Hoffm.) Flörke *s. l.* – 4, 5, 6, betonowe słupy, metalowe elementy ogrodzeniowe,

***Lecanora carpinea*** (L.) Vain. – 3, 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, Qr, Sa),

***Lecanora conizaeoides*** Cromb. – 1, 3, 6, kora drzew (Bp, Ld, Ps, Qr), drewno (płot),

***Lecanora dispersa*** (Pers.) Sommerf. *s. l.* – 4, 5, 6, betonowe słupy, metalowe elementy ogrodzeniowe,

***Lecanora muralis*** (Schreb.) Rabenh. – 4, 6, 7, głaz narzutowy, betonowe podmurówki, betonowe słupy,

***Lecanora pulicaris*** (Pers.) Ach. – 4, 5, 6, 7, kora drzew (Ap, Bp, Sa), drewno (płot),

***Lecanora umbrina*** (Ach.) A. Massal. – 7, głaz narzutowy,

***Lecanora varia*** (Hoffm.) Ach. – 1, 2, 4, 6, kora drzew (Ps), drewno (płot),

***Lecidella elaeochroma*** (Ach.) M. Choisy – 4, 6, 7, kora drzew (Ah, Bp, Sa) i krzewów ozdobnych (Sv),

***Lepraria*** sp. – 2, 3, 4, 6, 7, kora drzew (Ps, Sa) i krzewów (Jc), mech, drewno (pniaki),

***Melanohalea exasperatula*** (Nyl.) O. Blanco et al. – 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, C, M, Pn), drewno (płot), głaz narzutowy, betonowa podmurówka, drut kolczasty (oplatający głaz narzutowy),

***Parmelia saxatilis*** (L.) Ach. – 6, 7, głaz narzutowy, betonowa podmurówka,

***Parmelia sulcata*** Taylor – 3, 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, C, Fe, M, P, Pn, Ps, Qr, Sa) i krzew ozdobny (Rt), drewno (płot), głaz narzutowy,

***Peltigera canina*** (L.) Willd. – 3, gleba,

***Peltigera didactyla*** (With.) J. R. Laundon – 3, gleba,

***Pertusaria albescens*** (Huds.) M. Choisy & Werner – 3, kora drzew (Qr),

***Phaeophyscia orbicularis*** (Neck.) Moberg – 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Bp, Pn, Sa), drewno (płot), cegły,

***Phaeophyscia nigricans*** (Flörke) Moberg – 6, betonowa podmurówka, cegły,

***Phlyctis argena*** (Spreng.) Flot. – 1, 3, 6, 7, kora drzew (Ap, Bp, M, P, Pn, Qr, Sa),

***Physcia adscendens*** H. Olivier – 2, 3, 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, M, Pn, Sa), drewno (pniaki, płot), głaz narzutowy, betonowa podmurówka, betonowe słupy, cegły, metalowe elementy bram,

***Physcia caesia*** (Hoffm.) Fürnr. – 5, 6, drewno (płot), głaz narzutowy, betonowe słupy, metalowe elementy ogrodzeniowe,

***Physcia dubia*** (Hoffm.) Lettau var. ***dubia*** – 4, 6, kora drzew (Pn), drewno (płot),

***Physcia stellaris*** (L.) Nyl. – 3, 6, kora drzew (Ap, Qr),

***Physcia tenella*** (Scop.) DC. – 3, 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, Qr, Sa), mech, powierzchnia plechy *Hypogymnia physodes*, drewno (płot), metalowe elementy ogrodzeniowe, betonowa podmurówka, betonowe słupy,

***Porpidia crustulata*** (Ach.) Hertel & Knoph – 4, 7, głaz narzutowy, betonowe słupy,

***Pseudevernia furfuracea*** (L.) Zopf – 1, 2, 3, 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, Ps), drewno (pniaki, płot),

***Ramalina fraxinea*** (L.) Ach. – 6, kora drzew (Fe, Sa),

***Ramalina pollinaria*** (Westr.) Ach. – 6, kora drzew (Sa),

***Rhizocarpon reductum*** (Th.) Fr. *s. l.* – 4, 6, betonowe słupy,

***Scoliciosporum chlorococcum*** (Stenh.) Vězda – 1, 2, 3, 4, 7, kora drzew (Bp, Ld, Ps),

***Tuckermannopsis chlorophylla*** (Willd.) Hale – 6,7, kora drzew (Bp, M, Pn),

***Usnea filipendula*** Stirt. – 3, 6, kora drzew (Ps), drewno (płot),

***Usnea hirta*** (L.) F. H. Wigg. – 1, 2, 3, 5, 6, kora drzew (Pn, Ps), drewno (płot),

***Xanthoparmelia conspersa*** (Ach.) Hale – 7, głaz narzutowy,

***Xanthoparmelia delisei*** (Ach.) O. Blanco et al. – 7, głaz narzutowy,

***Xanthoria candelaria*** (L.) Th. Fr. – 6, drewno (płot),

***Xanthoria parietina*** (L.) Th. Fr. – 3, 4, 5, 6, 7, kora drzew (Ah, Ap, Bp, Ld, M, P, Pn, Pt, Qr, Sa) i krzewów (Rt, Sv), mech, drewno (pniaki, płot), głaz narzutowy, betonowe podmurówka, betonowe słupy, metalowe elementy ogrodzeniowe, hydrant, pomalowana farbą stalowa brama, cegły,

***Xanthoria polycarpa*** (Hoffm.) Rieber – 4, 5, 6, 7, kora drzew (Bp, Sa), powierzchnia plechy *Parmelia saxatilis*, drewno (pniaki, płot), betonowe słupy.

### **21.4.2.** Preferencje siedliskowe porostów

Porosty kolonizują wszelkie dostępne substraty (podłoża). Są to: kora drzew i krzewów, martwe drewno (pochodzenia naturalnego i antropogenicznego), gleba, głazy narzutowe, beton, podmurówki i mury z zaprawą murarską, mchy, plechy innych porostów oraz inne specyficzne miejsca, tj. cegły czy stalowe elementy bram. Najliczniejszą grupą ekologiczną porostów są epifity porastające korę drzew i krzewów, które w przeprowadzanych badaniach we wsi Krynickie reprezentowane są przez 39. gatunków, z czego 13. to epifity wyłączne. Porastają one takie drzewa jak: *Betula pendula* (23. epifitów), *Pinus sylvestris* (18.), *Salix alba* (18.), *Acer platanoides* (11.), *Aesculus hippocastanum* (11.), *Populus nigra* (9.), *Quercus* robur (9.), *Larix decidua* (4.), *Fraxinus excelsior* (2.); drzewa owocowe i użytkowe: *Malus* sp. (7.), *Cerasus* sp. (3.), *Prunus* sp. (3.) oraz z krzewów – *Rhus typhina* (3.), *Syringa vulgaris* (3.), *Juniperus communis* (2.). Równie liczną grupą ekologiczną badanego terenu (29. gatunków) są epiksyle, z czego wyłącznie na drewnie odnotowano 5. gatunków: – *Candelariella reflexa, C. vitellina, Cladonia floerkeana, Lecidella elaeochroma, Xanthoria candelaria.*

Wśród 76. taksonów składających się na biotę porostów wsi Krynickie i okolic – 19. to epigeity, z czego aż 17. kolonizuje wyłącznie glebę. Równie licznie reprezentowane są tu epility (22. gatunki), zasiedlające nie tylko głazy narzutowe, ale również utwory pochodzenia antropogenicznego – podmurówki i mury z zaprawą murarską czy betonowe słupy przydrożne. 11. z nich to epility obligatoryjne. Plechy: *Cladonia fimbriata, Hypogymnia physodes, Lepraria* sp., *Physcia adscendens* i *Xanthoria parietina* odnotowano na warstwie mchu. Zaobserwowano także tendencję do zasiedlania przez porosty plech innego przedstawiciela lichenobioty, a mianowicie przez *Baeomyces rufus*, *Evernia prunastri, Physcia tenella, Pseudevernia furfuracea, Xanthoria parietina.* Innym interesującym zjawiskiem jest tendencja wspólnego zasiedlania przez porosty substratów nietypowych (cegły czy metalowe konstrukcje bram i płotów, hydrant). Można wymienić tu takie gatunki jak: *Candelariella aurella*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora albescens*, *L. dispersa, Phaeophyscia orbicularis*, *Physconia entheroxanta, Physcia adscendens, P. caesia, P. tenella*, *Xanthoria parietina.*

We wsi Krynickie i jej okolicach występują również gatunki o szerokiej amplitudzie ekologicznej, zasiedlające substraty bogate w organiczne źródła azotu i wapnia oraz kolonizujące różnorodne siedliska, nazwane ubikwistycznymi. Poniżej zamieszczono tabelę (Tabela 21.2), przedstawiającą ubikwisty oraz rodzaje podłoży na jakich bytują.

**Tabela 21.2.** Porosty ubikwistyczne wsi Krynickie i jej okolic

| Gatunek | Rodzaj podłoża | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | kora drzewa/ krzewu | mech/ porost | martwe drewno | gleba | głaz | beton | cegły | metal |
| *Cladonia coniocraea* | + | + | + | + | | | | |
| *Cladonia fimbriata* | + | + | + | + | | | | |
| *Hypogymnia physodes* | + | + | + | | + | + | + | + |
| *Melanohalea exasperatula* | + | | + | | + | + | | + |
| *Physcia adscendens* | + | + | + | | | + | | |
| *Physcia caesia* | | | + | | + | + | | + |
| *Physcia tenella* | + | + | + | | + | + | | + |
| *Xanthoria parietina* | + | + | + | | + | + | + | + |
| *Xanthoria polycarpa* | + | + | + | | | + | | |

Źródło: badania własne.

Wśród omawianej lichenobioty, aż 24% stanowią gatunki ściśle powiązane z biocenozami leśnymi. W lasach wsi Krynickie, 6. gatunków porostów: *Cladonia digitata, Evernia prunastri*, *Hypogymnia tubulosa*, *Imshaugia aleurites, Parmelia sulcata* i *Usnea hirta* to przedstawiciele biocenoz lasów gospodarczych (Cieśliński 2003a). Dominującą grupą są gatunki charakterystyczne dla lasów zdegenerowanych: *Cladonia coniocraea*, *C. chlorophaea, C. macilenta, Hypocenomyce scalaris, Hypogymnia physodes, Lecanora carpinea, L. conizaeoides, L. pulicaris, Lecidella elaeochroma, Phlyctis argena, Scoliciosporum chlorococcum.* Porosty regenerujących się lasów gospodarczych reprezentuje tu *Usnea filipendula.* W lichenobiocie odnotowanej na obszarach leśnych badanego terenu brak jest przedstawicieli biocenoz lasu pierwotnego pochodzenia i lasów naturalnych (Cieśliński 2003a).

### **21.4.3.** Chronione i zagrożone gatunki porostów

Z 75. gatunków porostów zidentyfikowanych na terenie wsi Krynickie i w jej okolicach, 11. umieszczonych jest na krajowej *„Czerwonej liście porostów"* (Cieśliński i in. 2006) i zakwalifikowanych do trzech z pięciu kategorii zagrożeń: wymierających (EN), narażonych na wyginięcie (VU) i bliskich zagrożeniu (NT). Lichenobiotę z kategorii EN, na omawianym terenie badań, reprezentuje 1 takson – *Ramalina fraxinea*. 6. porostów jest narażonych na wyginięcie (8%) i są to następujące gatunki: *Cetraria islandica*, *Parmelina tiliacea*, *Ramalina pollinaria*, *Tuckermannopsis chlorophylla, Usnea hirta* i *U. filipendula.* Kategorię NT reprezentują: *Cetraria ericetorum*, *Evernia prunastri* i *Hypogymnia tubulosa.* Zaledwie 1. gatunek znajduje się na *„Czerwonej liście porostów wymierających i zagrożonych w Polsce północno-wschodniej"* (Cieśliński 2003b) i należy do kategorii VU, jest to: *Cetraria ericetorum*. Ogólnie, na badanym terenie 19. taksonów objętych jest ochroną gatunkową, z czego 13. ścisłą, a 6. – częściową.

### **21.4.4.** Wpływ człowieka (antropopresja) na lokalną biotę porostów

Liczne opracowania i analizy dotyczące siły i znaczenia zmian antropogenicznych na porosty, koncentrują się głównie na wpływie tych czynników na skład gatunkowy lichenobioty określonego terenu (ile taksonów ubyło, a ile pojawiło się w lokalnej biocie). Coraz więcej pojawia się też publikacji dotyczących badań nad ekspansją porostów synantropijnych, które pojawiają się w związku z działalnością człowieka, w tym również na siedliskach przez niego stworzonych (Fałtynowicz 1994; 1995; 2004; Olech 1998; Śliwa 1998; Szczepańska 2008). Badaną lichenobiotę wsi Krynickie można podzielić na: mezoautapofity (zwane też hemiapofitami) oraz

makroautapofity (czyli euapofity) (Olech 1998). Na wspomnianym obszarze odnotowano14. mezoautapofitów, zaś makroautapofitów – 24 (Tabela 21.3). Ogólnie, aż 51% ogółu badanej lichenobioty wsi Krynickie i jej okolic, stanowią porosty synantropijne.

**Tabela 21.3.** Porosty synantropijne wsi Krynickie i jej okolic

| Grupa porostów | Gatunki synantropijne |
|---|---|
| makroautapofity (euapofity) | *Buellia punctata*, *Caloplaca citrina*, *C. decipiens*, *C. holocarpa*, *C. saxicola*, *Candelaria concolor*, *Candelariella aurella*, *C. vitellina*, *Lecanora albescens*, *L. dispersa*, *L. muralis*, *L. varia*, *Melanohalea exasperatula*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Ph. nigricans*, *Physcia adscendens, P. caesia*, *P. dubia*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Ramalina pollinaria*, *Xanthoparmelia conspersa*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa* |
| mezoautapofity (hemiapofity) | *Cladonia chlorophaea*, *C. coniocraea*, *C. pyxidata*, *Evernia prunastri*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora conizaeoides*, *L. pulicaris*, *Lecidella elaeochroma*, *Parmelia sulcata*, *P. saxatilis*, *Porpidia crustulata*, *Rhizocarpon reductum*, *Scoliciosporum chlorococcum* |

Źródło: badania własne.

Wpływ człowieka na skład ilościowy bioty porostowej może przejawiać się w różnorodny sposób. Przy braku naturalnych substratów, wytwory ludzkich rąk stają się podłożami chętnie kolonizowanymi przez tę pionierską grupę organizmów. Wobec niedostatku forofitów, gatunki z natury epifityczne zaczynają kolonizować drewniane płoty, betonowe słupy czy nawet metalowe konstrukcje ogrodzeń posesji. Rosnące przy głównej ulicy wzdłuż wsi Krynickie nieliczne drzewa (*Salix alba, Fraxinus excelsior* czy *Syringa vulgaris*) charakteryzuje dość uboga biota porostów, przy czym w przypadku *Salix alba* – pień od strony jezdni nie był zasiedlany przez porosty, z kolei od strony domostw – cały został skolonizowany, głównie przez: *Evernia prunastri*, *Ramalina fraxinea* i *R. pollinaria.* Odmiennym zjawiskiem było odnotowanie na korze *Fraxinus excelsior* rzadkiego porostu *Ramalina fraxinea*, kolonizującego pień wymienionego forofita od strony jezdni, jednakże na jego plesze nie odnotowano charakterystycznych dla tego gatunku owocników. Niska różnorodność porostów lasów badanego terenu związana jest przede wszystkim z brakiem dostępnych siedlisk, wyraźną dominacją *Pinus sylvestris*, (monokultury), wycinanie wiekowych drzew (szczególnie w lasach prywatnych), będących

ostoją licznych rzadkich gatunków o plesze listkowatej i krzaczkowatej oraz brakiem drewna wewnątrz lasu.

## 21.5. Dyskusja i wnioski

Obserwacje bioty porostów na terenie wsi Krynickie i jej okolic potwierdzają dużą różnorodność tej grupy organizmów, przy czym jest to obszar o wysokim potencjale eksploracyjnym, ponieważ istnieje niewiele publikacji opisujących lichenobiotę z regionu Polski północno-wschodniej, w miejscowościach zbliżonych wielkością do wsi Krynickie. Jedynie dane otrzymane z innych podlaskich wsi, tj.: Królowy Most (Kolanko, Matwiejuk 2001) oraz Klewinowo (badania własne), mogą posłużyć do reprezentatywnych analiz i porównań. Miejscowości te podobne są pod względem powierzchni, typu użytkowania terenu oraz położenia. We wsi Królowy Most odnotowano 95. taksonów, z czego 17. jest zagrożonych (Kolanko, Matwiejuk 2001). Dominującą grupą ekologiczną są tam epifity (53 gatunki), najchętniej porastające korę wiekowych drzew pomnikowych (szczególnie lip). Rezultat otrzymany w Królowym Moście jest zbliżony do wyniku badań, jaki uzyskano we wsi Krynickie (76. taksonów, w tym 11. porostów zagrożonych): również tu w lichenobiocie dominują epifity (39. gatunków), chętniej kolonizujące korę pojedynczych, wolno stojących drzew, niż forofitów skupionych w zwartych drzewostanach. Podobną liczbę gatunków porostów odnotowano w Klewinowie – 65., z czego 9. stanowiło gatunki zagrożone (Kiercul 2013). Dominujące tu epifity (31. gatunków) zdecydowanie chętniej kolonizują wiekowe śródpolne i przydrożne drzewa, niż forofity zwartych zbiorowisk leśnych. Obserwacje te prowadzą do wniosku, iż zróżnicowanie florystyczne, mnogość porostów i dobra kondycja ich plech świadczą o niewielkim wpływie antropopresji na wyżej wymienionych obszarach.

### Podziękowania

Pragnę serdecznie podziękować Recenzentom za cenne uwagi do niniejszego opracowania. Podziękowania kieruję również do Pani dr. Marii Kossowskiej (Katedra Bioróżnorodności i Ochrony Szaty Roślinnej Uniwersytetu Wrocławskiego) za pomoc w identyfikacji gatunku *Xanthoparmelia delisei*.

## Literatura

Blanco O., Crespo A., Elix J.A., Hawksworth D.L., Lumbsch H.T. 2004a. A molecular phylogeny and a new classification of parmelioid lichen containing *Xanthoparmelia* – type lichenan (*Ascomycota*: *Lecanorales*). Taxon, 53 (4): 959-975.

Blanco O., Crespo A., Divakar P.K., Esslinger, T.L., Hawksworth D.L., Lumbsch H.T.2004b. *Melanelixia* and *Melanohalea*, two new genera segregated from *Melanelia* (*Parmeliaceae*) based on molecular and morphological data. Mycol. Res., 108 (8): 873-884.

Cieśliński S. 1974. Flora epifityczna porostów miasta Radom. Biul. Kwart. Radom. Tow. Nauk. 11, 3/4: 169-189.

Cieśliński S.2003a. Atlas rozmieszczenia porostów (Lichenes) w Polsce Północno-Wschodniej. Phytocoenosis 15 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot., 15: 1-430.

Cieśliński S. 2003b. Czerwona lista porostów wymarłych i zagrożonych w Polsce Północno-Wschodniej.[W:] Zagrożenia porostów w Polsce. Czyżewska K. (red.), Monogr. Bot., 6: 91-106.

Cieśliński S., Czyżewska K., Fabiszewski J. 2006. Red list of the lichens In Poland. [W:] Redlist of plants and fungi in Poland. Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W., Szeląg Z. (red.), Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, Kraków, 71-90.

Diederich P., Ries Ch., Société des naturalistes luxembourgeois. 2013. Lichens of Belgium, Luxembourg and northern France,http://www.lichenology.info.

Ewidencja Ludności Gminy Zabłudów. Dane ewidencyjne za rok 2012.

Fałtynowicz W. 1994. Propozycja klasyfikacji porostów synantropijnych. Wprowadzenie do dyskusji. Arbor. Bolestr. 2: 21-30.

Fałtynowicz W. 1995. Wykorzystanie porostów do oceny zanieczyszczenia powietrza. Zasady, metody, klucze do oznaczania wybranych gatunków. Wyd. Fundacja Centrum Edukacji Ekologicznej Wsi, Krosno.

Fałtynowicz W. 2004. Rekolonizacja przez porosty – optymistyczny trend w stanie środowiska. [W:] Kejna M., Uscka J. (red.), Zintegrowany Monitoring Środowiska Przyrodniczego: Funkcjonowanie i monitoring geoekosystemów w warunkach narastającej antropopresji. Biblioteka Monitoringu Środowiska. Wyd. UMK, Toruń, 321-325.

Kiercul S. 2013. Zróżnicowanie gatunkowe porostów (*Fungi lichenisati*) wsi Klewinowo i okolic (Polska Północno-Wschodnia) – manuskrypt (dane niepublikowane; artykuł przekazany do czasopisma Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody, Białowieża).

Kolanko K., Matwiejuk A. 2001. Porosty Królowego Mostu i jego okolic w Puszczy Knyszyńskiej (Polska północno-wschodnia). Fragm. Flor. et Geobot. Pol., 8: 237-244.

Kondracki J. 2013. Geografia regionalna Polski. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.

Kubiak D. 2005. Lichens and licheniocolous fungi of Olsztyn town (NE) Poland. Acta Mycol., 40 (2): 293-332.

Matwiejuk A. 2007. Porosty Białegostoku. Analiza florystyczno-ekologiczna. Tom II. Wyd. „Ekonomia i Środowisko”, Białystok.

Matwiejuk A. 2008. Lichens of Mielnik on Bug River (Podlasie, Eastern Poland). Opole Sci. Soc., Nat. J., No 41: 5-18.

Matwiejuk A. 2009. Lichens of the Boćki and its surroundings in Podlasie (NE Poland). Opole Sci. Soc., Nat. J., No 42: 49-61.

Nowak J., Tobolewski Z. 1975. Porosty polskie. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa – Kraków.

Olech M.1998. Apophytes in the Lichen Flora of Poland. [W:] Faliński J. B., Adamowski W., Jackowiak B. (red.) Synanthropization of plant cover in new Polish research. Phytocoenosis 10 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot., 9.

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 09.07.2004r. w sprawie ochrony gatunkowej grzybów (Dz. U. Nr 168, poz. 1765).

Rydzak J. 1953. Rozmieszczenie i ekologia porostów miasta Lublina. Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska Sect. C 8, 9: 233-356.

Szczepańska K. 2008. Antropogeniczne przemiany bioty porostów Masywu Śnieżnika i Gór Bialskich. Acta Bot. Siles. Monogr. 4: 1-294.

Śliwa L. 1998. Antropogeniczne przemiany lichenoflory Beskidu Sądeckiego. Pr. Bot. 31: 1-158.

Śliwa L. 2007. A revision of the *Lecanora dispersa* complex in North America. Pol. Bot. J., 52(1): 1-70.

Wójciak H., Korona K. 2008. The condition of the biota of lichens in Świdnik. Teka Kom. Ochr. Kszt. Środ. Przyr. – OL PAN, 5: 199-207.

Wydział Geodezji, Katastru i Nieruchomości Starostwa Powiatowego w Białymstoku. Dane z powiatowego wykazu nieruchomości za rok 2012.

Zimny H., Kucińska K. (1974). Porosty Warszawy jako biowskaźniki zaburzeń środowiska miejskiego. Przegl. Inf. Ziel. Miej. 10, 1: 13-22.

# 22 Różnorodność biologiczna w edukacji szkolnej

Alina **Stankiewicz**

Uniwersytet w Białymstoku
Wydział Biologiczno-Chemiczny
Instytut Biologii, Pracownia Dydaktyki Biologii

ul. Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
e-mail: salina @uwb.edu.pl

## Streszczenie

Konieczność wzmożenia edukacji społeczeństw w zakresie bioróżnorodności podkreśliło Generalne Zgromadzenie Narodów Zjednoczonych (ONZ), które podczas 65. Sesji ogłosiło lata 2011-2020 Dekadą Różnorodności Biologicznej. Według danych Komisji Europejskiej, obecne światowe tempo wymierania gatunków ok. 1000 razy przekracza naturalne tempo, głównie na skutek działalności człowieka. W UE ok. 25% europejskich gatunków zwierząt, w tym ssaków, płazów, gadów, ptaków i motyli jest zagrożonych wyginięciem, a 88% stad ryb jest nadmiernie eksploatowanych lub w znacznym stopniu uszczuplonych. Różnorodność biologiczna jest niezbędna dla trwałości życia na Ziemi, jest także niezbędnym warunkiem rozwiązywania problemów współczesnej cywilizacji. Edukacja w zakresie różnorodności biologicznej jest zagadnieniem, które z powodzeniem może być podjmowane przez edukację formalną i nieformalną, w odniesieniu do różnorodnych kategorii wiekowych, środowiskowych oraz zawodowych ludzi. W edukacji formalnej, zagadnienie różnorodności biologicznej do treści nauczania zostało wprowadzone na poziomie gimnazjum i szkoły ponadgimnazjalnej, wraz z reformą ustroju szkolnego w 1999 roku. Po 10. latach zmieniona została podstawa programowa kształcenia ogólnego i zmieniono zapisy odnoszące się do zagadnień różnorodności biologicznej. Obecnie treści nauczania dotyczące tego zagadnienia, są zróżnicowane i nie posiadają jednolitej struktury.

W rozdziale przedstawiona została analiza treści kształcenia dotyczących bioróżnorodności, ze względu na etapy kształcenia, cele ogólne i szczegółowe (odpowiadające osiągnięciom ucznia kończącego dany etap edukacji).

**Słowa kluczowe:** etapy edukacji, konteksty nauczania o różnorodności biologicznej, podstawa programowa kształcenia ogólnego, przejawy różnorodności biologicznej

## 22.1. Wstęp

Spośród współczesnych problemów cywilizacyjnych utrata różnorodności biologicznej wydaje się największym zagrożeniem życia na Ziemi. O potrzebie podjęcia natychmiastowych działań w celu jej ochrony, zaapelowano ponad 20 lat temu, podczas Konferencji ONZ „Środowisko i Rozwój" (1992). Podczas Konferencji przyjęto „Konwencję o różnorodności biologicznej". Do głównych celów Konwencji, realizowanych zgodnie z postanowieniami konferencji, należy ochrona różnorodności biologicznej, zrównoważone wykorzystanie jej zasobów, a także uczciwy i sprawiedliwy podział korzyści wynikających z wykorzystania zasobów genetycznych. W Konwencji zobowiązuje się kraje do opracowania narodowych strategii dotyczących ochrony i zrównoważonego wykorzystania różnorodności biologicznej oraz podejmowania międzynarodowej współpracy w zakresie dostępu do zasobów genetycznych i przekazywania technologii, a także odpowiedniego dzielenia się korzyściami wynikającymi z ich zastosowania. Współpraca międzynarodowa ma się przejawiać w zakresie propagowania problemów ochrony i zrównoważonego wykorzystania różnorodności biologicznej w środkach masowego przekazu oraz rozwijania programów edukacyjnych dotyczących tej problematyki (Cichy 2012). Dane na temat liczby gatunków ginących w ciągu roku oraz prognozy dotyczące tego zjawiska na najbliższe dziesięciolecia różnią się w ocenach poszczególnych organizacji i instytutów naukowych. Według Programu Środowiskowego ONZ (UNEP), 50-55 tys. gatunków rocznie wymiera w wyniku działalności człowieka. W raporcie Milenijnej Oceny Ekosystemu (największej oceny stanu ekosystemów na Ziemi), pojawiła się informacja o 1000-krotnym przyspieszeniu tempa wymierania gatunków (Skubała, Kukowka 2010). Przez 20. lat, jakie upłynęły od podpisania Konwencji, nie udało się zahamować tempa ubywania gatunków i ekosystemów, mimo podejmowanych działań na wszystkich kontynentach; świadczą o tym stale aktualizowane i rozrastające się czerwone księgi i czerwone listy gatunków zagrożonych oraz, ostatnio opracowana, czerwona księga zagrożonych ekosystemów. Trzy duże kampanie międzynarodowe: Dekada Edukacji Na Rzecz Zrównoważonego Rozwoju 2005-2014, Międzynarodowy Rok Różnorodności Biologicznej 2010, oraz ogłoszenie lat 2011-2020 Dekadą Różnorodności Biologicznej, mają służyć uświadomieniu światowemu społeczeństwu potrzeby ochrony i umiarkowanego korzystania z różnorodności biologicznej jako nieodzownego warunku rozwoju zrównoważonego, którego nadrzędnym celem jest dążenie do dobrostanu ludzkości.

## **22.2.** Postawy i wiedza na temat różnorodności biologicznej

Potwierdzeniem tezy, iż społeczeństwo w małym stopniu uświadamia sobie znaczenie różnorodności biologicznej oraz zagrożenia i jej utratę na poziomie ekosystemów, gatunków i genów, świadczą wyniki krajowych i międzynarodowych badań sondażowych (Obrębska 2012). Według badań stanu świadomości Polaków (Kalinowska 2011), mniej niż 20% obywateli jest w stanie wyjaśnić pojęcie „różnorodność biologiczna".

W Raporcie z badania ilościowego pt.: „Stan świadomości i postaw mieszkańców Polski wobec utraty bioróżnorodności biologicznej", przygotowanym w 2010 roku przez Ministerstwo Ochrony Środowiska stwierdzono, że 15% badanych rozumiało pojęcie „różnorodność biologiczna" dość wąsko, np. w odniesieniu do różnic płci, rasy albo innych różnic w ramach jednego gatunku. Aż 70% badanych nie słyszało określenia „utrata różnorodności biologicznej". Zdecydowana większość respondentów uznała utratę różnorodności biologicznej za istotny problem, w dodatku dotyczący Polski w podobnym stopniu co całej Ziemi. Problem utraty różnorodności biologicznej nie jest jednak odczuwany osobiście, co wpływa na niską motywację do poszerzenia wiedzy na ten temat. Z Raportu wynika, że przyczyny i skutki utraty różnorodności biologicznej są słabiej rozpoznane, najczęściej podawane są ogólne informacje na ten temat, powtarzane jako przyczyny innych problemów ekologicznych na Ziemi, tj. zanieczyszczenie powietrza, wód, gleby, katastrofy ekologiczne, rozwój przemysłu, zmiany klimatu, rozwój cywilizacji itp. W tym świetle zwraca uwagę niedocenianie intensywnego rolnictwa wśród przyczyn zmniejszania różnorodności biologicznej naturalnych obszarów, oraz wśród skutków pogarszania jakości funkcjonowania ekosystemów. Większość respondentów (ok. 70%) uznała za nieznaczny wpływ utraty różnorodności biologicznej na życie człowieka obecnie lub w przyszłości; najczęściej wybierano odpowiedź o wpływie nieodczuwanym. Ogólny wniosek, jaki płynie z przytoczonych faktów ilustruje sytuację współczesnego człowieka, który, co prawda, zdaje sobie sprawę z wielu zjawisk i trendów zachodzących w świecie, jednak nie potrafi ich odnieść do swojego życia. Wydają się one zbyt odległe, aby mieć realny wydźwięk w codziennym funkcjonowaniu jednostek.

Dodatkową tendencja, rzutująca na całość jest fakt, iż wiedzę na temat różnorodności biologicznej i jej zagrożeń badani czerpią głównie ze środków masowego przekazu: z prasy, TV – jest to zatem wiedza fragmentaryczna i powierzchowna. Ponadto zagadnienia środowiskowe są na co dzień zdominowane przez inne współczesne problemy.

Większość badanych respondentów uważała, iż potrzebna jest promocja różnorodności biologicznej, a za jej ochronę, zdaniem 60% pytanych, odpowiedzialne są władze centralne. Niechęć do podejmowania własnych działań na rzecz ochrony bioróżnorodności, potwierdzają również wyniki badań Obrębskiej (2012), prowadzone wśród 300. studentów Uniwersytetu Przyrodniczo-Historycznego w Siedlcach. Deklarowane przez studentów postawy związane z indywidualnym obowiązkiem ochrony ginących gatunków, nie gwarantują włączenia się młodych osób w faktyczną ochronę przyrody i ochronę różnorodności biologicznej.

Mimo, iż treści dotyczące różnorodności organizmów od wielu lat występują w programach kształcenia na różnych etapach edukacji, wyniki badań wskazują, że stan świadomości ekologicznej młodzieży w Polsce jest bardzo niski (Morka 2010), a efekty edukacji środowiskowej społeczeństwa nie zadowalają (Tuszyńska 2008). Formułowanie strategii kształcenia i popularyzacji wiedzy dotyczącej różnorodności biologicznej okazuje się działaniem trudnym i skomplikowanym, nieprzynoszącym zakładanych efektów.

## **22.3.** Jak ujmować oraz w jakich kontekstach nauczać o różnorodności biologicznej?

Zagadnienie różnorodności biologicznej jest trudne w uprzystępnianiu i nauczaniu go, ponieważ różnorodność biologiczna jest efektem współzależności całych systemów wiedzy: biologicznej, geograficznej, kulturowej, społecznej, ekonomicznej, etycznej i innych.

Przyjęte podczas konferencji „Szczyt Ziemi" w 1992 roku dokumenty: „Konwencja o różnorodności biologicznej" oraz „Agenda 21", wytyczyły działania podejmowane na płaszczyźnie edukacji formalnej i nieformalnej w odniesieniu do różnych społecznych kategorii wiekowych oraz różnych środowisk i zawodów. Konwencja wyznaczyła również jeden z zasadniczych kontekstów nauczania o różnorodności biologicznej. W dokumencie określono bowiem, iż edukację w zakresie bioróżnorodności należy traktować jako nierozłączny element edukacji dla zrównoważonego rozwoju, obejmującej poznanie bioróżnorodności na poziomie globalnym, europejskim, krajowym, regionalnym i lokalnym (Konwencja 1992).

Kolejnym istotnym kontekstem, jest kształtowanie świadomości na temat znaczenia różnorodności biologicznej i konieczności ochrony jej zasobów. Szczególnie istotne jest zrozumienie znaczenia bioróżnorodności w medycynie, rolnictwie, leśnictwie oraz uświadomienie, że przekłada się ona bezpośrednio na jakość

życia ludzi (np. mniej głodujących, mniejsza śmiertelność z powodu malarii). Różnorodność biologiczna jest także czynnikiem kształtującym klimat. Prawdopodobną przyczyną powodzi, tornad, wichur są między innymi wycinki lasów tropikalnych i zanieczyszczenia powietrza, związane z niszczeniem warstwy ozonowej. Zwraca się również uwagę na wielowymiarowość różnorodności biologicznej, jej znaczenie ekologiczne, utylitarne, rekreacyjne, etyczne, estetyczne i kulturowe; podkreśla się konieczność pogłębienia świadomości ludzi, a zwłaszcza młodych pokoleń, o absolutnie nierozłącznym związku człowieka i przyrody, zaprzestaniu wyodrębniania człowieka z biosfery (Konwencja 1992).

Działania edukacyjne, służące kształceniu we wskazanych kontekstach, koordynowane i podejmowane przez UNESCO (odpowiedzialnego za realizację założeń Konwencji), koncentrują się na: przekazie wiedzy na temat różnorodności biologicznej, jej znaczenia i powiązań z różnorodnością kulturową oraz edukacją na rzecz zrównoważonego rozwoju; edukacji, szkoleniach, przekazie wiedzy na temat sposobów ochrony i zrównoważonego gospodarowania zasobami bioróżnorodności; rozwoju komunikacji, tworzenia warunków do współpracy i zapewnienia niezbędnej pomocy (Walosik 2012).

Zgodnie z zobowiązaniami wynikającymi z Artykułu 13. Konwencji „O podnoszeniu poziomu wiedzy i świadomości społecznej", tematyka dotycząca różnorodności biologicznej (z uwzględnieniem wzajemnych związków pomiędzy działaniami człowieka a jej stanem), powinna znaleźć odzwierciedlenie, zarówno w podstawie programowej kształcenia ogólnego, jak i w programach nauczania na wszystkich poziomach kształcenia formalnego (Walosik 2012).

Kalinowska (2011) jest zdania, iż o różnorodności biologicznej należy nauczać w szerokim kontekście, w powiązaniu z różnymi dziedzinami życia oraz poprzez budowanie pomostów między naukami przyrodniczymi i humanistycznymi (różnorodność biologiczna i różnorodność kulturowa). Utrata różnorodności biologicznej oznacza utratę jej użytkowania, a to przekłada się na zanik wartości kulturowych; całośc w efekcie prowadzi do wymierania i ubożenia Ziemi, oznacza niebezpieczeństwo dla ludzkiego zdrowia i dobrobytu. Różnorodność biologiczna jest przyrównywana do różnorodności językowej: w obu dziedzinach straty powodują zachwianie fundamentalnych podstaw istnienia lokalnych kultur, nieodwracalnie zmieniając kierunek ich rozwoju i bardzo często podważając poczucie i sens przynależności do danego miejsca na Ziemi. Nieprzypadkowo Dzień Różnorodności Biologicznej (22 maja) jest obchodzony po Dniu Różnorodności Kulturowej (21 maja). Podsumowując, można stwierdzić, iż celem edukacji dla różnorodności biologicznej jest uwrażliwienie w procesie kształcenia na wartości, bez których

niemożliwy jest dalszy rozwój oparty na respektowaniu godności ludzkiej, poszanowaniu różnorodności, ochrony środowiska naturalnego i zasobów naszej planety.

Zdaniem Potyrały (2012), w nauczaniu o różnorodności biologicznej nie należy skupiać się wyłącznie na zagrożeniach dla bioróżnorodności i w tym kontekście na inwazyjnej naturze człowieka; nie warto koncetrowac się na pytaniach, jaki będzie świat wobec ogromu zniszczeń, które codziennie dotykają przyrodę, jakie katastrofalne konsekwencje czekaja na człowieka w przyszłości. Raczej należałoby się skupić na postawach konstruktywnych: indywidualnych i zespołowych działaniach na rzecz bogactwa życia – bioróżnorodności, na budowaniu spójnego, holistycznego obrazu świata, podejmowaniu prób interdyscyplinarnego łączenia pozornych sprzeczności, takich jak np.: wzrost potrzeb i konieczność ograniczeń, rozród i selekcja, zagrożenia i bezpieczeństwo (Potyrała 2012). Każdy człowiek indywidualnie, w życiu codziennym, czy w pracy zawodowej może zrobić dużo na rzecz ochrony bioróżnorodności, jednak nie jest w stanie w pojedynkę zapobiec zasadniczym konsekwencjom wynikającym z postępu cywilizacyjnego.

## **22.4.** Początki nauczania o różnorodności biologicznej

Początki tradycji kształcenia w zakresie różnorodności biologicznej, sięgają w Polsce czasów Komisji Edukacji Narodowej, która historię naturalną – jako przedmiot nauczania – wprowadziła do wszystkich szkół średnich, a jej elementy nawet do szkół parafialnych. Prace Towarzystwa do Ksiąg Elementarnych nad podręcznikami botaniki, zoologii i nauki o człowieku doprowadziły do sprecyzowania kryteriów doboru treści rzeczowych oraz do sformułowania pierwszych wskazówek metodycznych dotyczących nauczania historii naturalnej; postulowano, na przykład,wykorzystanie w procesie nauczania okazów, rozpoznawanie roślin, prowadzenie przez uczniów terenowych obserwacji biologicznych. Trwałym dorobkiem Towarzystwa było opracowanie dwóch podręczników historii naturalnej: „Botanika dla szkół narodowych” (1785) i „Zoologia czyli Zwierzętopisma” (1789). Autorem wymienionych podręczników był ks. K. Kluk (Stawiński 2006).

## **22.5.** Różnorodność biologiczna w obecnej podstawie programowej w Polsce

Podstawa programowa kształcenia ogólnego (2008) jest w polskim systemie oświaty kluczowym dokumentem określającym cele i treści nauczania, umiejętności uczniów oraz zadania wychowawcze szkoły, które są uwzględniane odpowiednio w programach nauczania oraz umożliwiają ustalenie kryteriów ocen szkolnych i egzaminacyjnych. Wiadomości oraz umiejętności, które uczniowie powinni zdobyć na kolejnych etapach kształcenia, wyrażone są w języku wymagań. W postaci wymagań ogólnych wyodrębniono podstawowe cele kształcenia dla każdego przedmiotu nauczania, zaś w postaci wymagań szczegółowych, określono treści nauczania.

Zapis treści kształcenia w języku wymagań, to celowe przeniesienie uwagi na efekty kształcenia, procesu ukazującego dokonujące się aktualnie w wielu krajach Europy zmiany, służące zwiększeniu autonomii szkoły w zakresie kształtowania procesu kształcenia. Sformułowanie podstawy programowej kształcenia ogólnego w języku wymagań stanowi także krok do wypełnienia zaleceń Parlamentu Europejskiego i Rady z dnia 23 kwietnia 2006 roku w sprawie ustanowienia europejskich ram kwalifikacji dla uczenia się przez całe życie. Zgodnie z priorytetami Strategii Lizbońskiej, szkoła powinna poświęcić dużo uwagi efektywności kształcenia w zakresie nauk przyrodniczych. Stąd też w podstawie programowej kształcenia ogólnego (2008) uwzględniono umiejętności rozumowania w naukach przyrodniczych badane przez PISA (*Programme for International Student Assessment*).

Kształcenie ogólne przebiega na kilku etapach edukacyjnych, które funkcjonują w systemie szkolnym obowiązującym od 1999 roku. W szkole podstawowej kształcenie dzieli się na dwa etapy edukacyjne: I etap edukacyjny, obejmujący klasy I–III to edukacja wczesnoszkolna, która przewiduje edukację przyrodniczą w ujęciu propedeutycznym; II etap edukacyjny, obejmuje klasy IV–VI, w którym nauczany jest przedmiot przyroda. Po ukończeniu szkoły podstawowej, uczeń kontynuuje kształcenie ogólne na III etapie edukacyjnym w gimnazjum, następnie na IV etapie edukacyjnym – w szkole ponadgimnazjalnej. W obu tych etapach istnieje nauczanie przedmiotowe z przedmiotem biologia. Kształcenie ogólne na III i IV etapie edukacyjnym, choć realizowane w dwóch różnych szkołach, tworzy programowo spójną całość i stanowi fundament wykształcenia (zakres podstawowy treści nauczania), umożliwiający zdobycie zróżnicowanych kwalifikacji zawodowych, a następnie ich późniejsze doskonalenie lub modyfikowanie, otwierając proces kształcenia się przez całe życie.

Pojęcie „różnorodność biologiczna" pojawiło się w Polsce wraz z reformą programową w 1999 roku, i zostało wprowadzone do treści nauczania biologii na poziomie gimnazjum i szkoły ponadgimnazjalnej. Obok treści dotyczących pojęcia „różnorodność biologiczna", rozpatrywanego na trzech poziomach: różnorodność gatunkowa, genetyczna i ekosystemów, wiele miejsca w nauczaniu poświęcono przejawom różnorodności biologicznej w budowie, czynnościach życiowych, przystosowaniu do środowiska, zależnościach między organizmami i zależnościach między organizmem a środowiskiem. Uwzględnione zostały także problemy znaczenia różnorodności biologicznej w różnych dziedzinach życia oraz metody i sposoby określania różnorodności biologicznej.

Od roku szkolnego 2009/2010 systematycznie wdrażana jest nowa reforma programowa, która wprowadza zmiany w zapisie wymagań ogólnych i szczegółowych, w tym także dotyczące różnorodności biologicznej.

### **22.5.1.** Różnorodność biologiczna w pierwszym etapie edukacyjnym

W I etapie edukacyjnym, w szkole podstawowej, samo pojęcie różnorodności biologiczna nie jest wprowadzane, ale treści opisujące to pojęcie występują. Uczeń kończący klasę I, spełnia następujące wymagania szczegółowe w zakresie wiedzy o różnorodności biologicznej:

- rozpoznaje rośliny i zwierzęta żyjące w takich środowiskach przyrodniczych, jak: park, las, pole uprawne, sad i ogród (działka);
- zna sposoby przystosowania się zwierząt do poszczególnych pór roku: odloty i przyloty ptaków, zapadanie w sen zimowy;
- wie, jaki pożytek przynoszą zwierzęta środowisku: niszczenie szkodników przez ptaki, zapylanie kwiatów przez owady, spulchnianie gleby przez dżdżownice;
- zna zagrożenia dla środowiska przyrodniczego wynikające ze strony człowieka: wypalanie łąk i ściernisk, zatruwanie powietrza i wód, pożary lasów, wyrzucanie odpadów i spalanie śmieci itp.;
- chroni przyrodę: nie śmieci, szanuje rośliny, zachowuje ciszę w parku i w lesie, pomaga zwierzętom przetrwać zimę i upalne lato (Podstawa programowa 2008).

Wymagania szczegółowe odnośnie do różnorodności biologicznej dla uczenia kończącego III klasę, przedstawiają się następująco:

- opisuje życie w wybranych ekosystemach: w lesie, ogrodzie, parku, na łące i w zbiornikach wodnych;
- nazywa charakterystyczne elementy typowych krajobrazów Polski: nadmorskiego, nizinnego, górskiego;
- wymienia zwierzęta i rośliny typowe dla wybranych regionów Polski;

- rozpoznaje i nazywa niektóre zwierzęta egzotyczne;
- wyjaśnia zależność zjawisk przyrody od pór roku;
- podejmuje działania na rzecz ochrony przyrody w swoim środowisku;
- wie, jakie zniszczenia w przyrodzie powoduje człowiek (wypalanie łąk, zaśmiecanie lasów, nadmierny hałas, kłusownictwo);
- zna wpływ przyrody nieożywionej na życie ludzi, zwierząt i roślin;
- posiada wiedzę na temat wpływu światła słonecznego na cykliczność życia na Ziemi, znaczenie powietrza i wody dla życia, znaczenie wybranych skał i minerałów dla człowieka (np. węgla i gliny) (Podstawa programowa 2008).

W doborze wymagań szczegółowych, w edukacji wczesnoszkolnej da się zauważyć przestrzeganie zasady stopniowania trudności: uczeń sukcesywnie poznaje elementarne wiadomości odnoszące się do różnorodności organizmów i ekosystemów. W I etapie edukacyjnym, różnorodność biologiczna poznawana jest w kontekście różnorodności organizmów, charakterystyki wybranych ekosystemów i wpływu czynników nieożywionych przyrody na organizmy. Wyraźnie też zwraca się uwagę ucznia na znaczenie utylitarne i etyczne różnorodności biologicznej.

### **22.5.2.** Różnorodność biologiczna w drugim etapie edukacyjnym

Na II etapie edukacyjnym – w klasach IV–VI, w ramach przedmiotu przyroda, wśród celóew ogólnych, wyraźnie zasygnalizowano zaciekawienie ucznia światem przyrody oraz jej poszanowaniem; „uczeń zachowuje się zgodnie z obowiązującymi zasadami; działa na rzecz ochrony przyrody i dorobku kulturowego społeczności". Wskazanie powiązań między ochroną przyrody a różnorodnością biologiczną i kulturową występuje tylko na II etapie edukacyjnym i, niestety, nie jest kontynuowane na kolejnych stopniach edukacji. W wymaganiach szczegółowych przedmiotu przyroda, treści dotyczące różnorodności biologicznej rozrzucone są w różnych działach tematycznych – od treści bliskich uczniowi do dalszych, zgodnie z zasadą stopniowania trudności. Uwaga skoncentrowana jest na różnorodności organizmów i częściowo różnorodności ekosystemów. W dziale „*Ja i moje otoczenie*", uczeń poznaje przykłady roślin i zwierząt hodowanych przez człowieka, w tym w pracowni przyrodniczej, i wymienia podstawowe zasady opieki nad nimi; rozpoznaje i nazywa niektóre rośliny (w tym doniczkowe), zawierające substancje trujące lub szkodliwe dla człowieka i podaje zasady postępowania z nimi. W dziale „*Najbliższa okolica*", uczeń: obserwuje i nazywa typowe organizmy lasu, łąki, pola uprawnego; opisuje przystosowania budowy zewnętrznej i czynności życiowych organizmów lądowych do środowiska życia na przykładach obserwowanych organizmów; rozpoznaje i nazywa warstwy lasu, charakteryzuje panujące w nich wa-

runki abiotyczne; obserwuje i nazywa typowe rośliny i zwierzęta żyjące w jeziorze lub rzece, opisuje przystosowania ich budowy zewnętrznej i czynności życiowych do środowiska życia. W dziale „*Krajobrazy Polski i Europy*”, uczeń rozpoznaje wybrane krajobrazy Polski, tj.: gór wysokich, wyżyny wapiennej, nizinny, pojezierny, nadmorski, wielkomiejski, przemysłowy, rolniczy i wskazuje je na mapie; podaje przykłady zależności między cechami krajobrazu a formami działalności człowieka; wymienia formy ochrony przyrody w Polsce, wskazuje na mapie parki narodowe, podaje przykłady rezerwatów przyrody, pomników przyrody i gatunków objętych ochroną, występujących w najbliższej okolicy; opisuje krajobrazy wybranych obszarów Europy (śródziemnomorski, alpejski); podaje przykłady współzależności między składnikami krajobrazu, zwłaszcza między klimatem (temperatura powietrza, opady atmosferyczne) a rozmieszczeniem roślin i zwierząt. W dziele „*Lądy i oceany*”, uczeń charakteryzuje wybrane organizmy oceanu, opisując ich przystosowania w budowie zewnętrznej do życia na zróżnicowanych poziomach głębokości. W dziale „*Krajobrazy świata*”, uczeń charakteryzuje warunki klimatyczne i przystosowania do nich wybranych organizmów w następujących krajobrazach strefowych: lasu równikowego wilgotnego, sawanny, pustyni gorącej, stepu, tajgi, tundry, pustyni lodowej; rozpoznaje je na ilustracji; rozpoznaje i nazywa organizmy roślinne i zwierzęce typowe dla poznanych krajobrazów (Podstawa programowa 2008). W klasach 4-6 szkoły podstawowej różnorodność biologiczna jest poznawana przez uczniów w kontekście globalnym, europejskim, krajowym, regionalnym i lokalnym.

### **22.5.3.** Różnorodność biologiczna w trzecim etapie edukacyjnym

Różnorodność biologiczna, jako rozmaitość form życia na Ziemi, jest główną linią tematyczną, wokół której dobierane i porządkowane są treści kształcenia w podstawie programowej nauczania biologii w gimnazjum i w szkole ponadgimnazjalnej.

Podczas trzyletniej nauki w gimnazjum, uczeń zaznajamia się z różnorodnością biologiczną i podstawowymi procesami biologicznymi. Poznawanie różnorodności biologicznej przejawia się w opisywaniu, porządkowaniu i rozpoznawaniu przez ucznia różnorodnych organizmów, wyjaśnianiu zjawisk i procesów biologicznych zachodzących w wybranych organizmach oraz w środowisku, przedstawieniu i wyjaśnieniu zależności między organizmami a środowiskiem, wskazaniu ewolucyjnych źródeł różnorodności biologicznej.

Wymagania szczegółowe, odnoszące się do różnorodności biologicznej, zebrane są w działach: „Systematyka – zasady klasyfikacji, sposoby identyfikacji i przegląd różnorodności organizmów”, „Ekologia”, „Genetyka”, „Globalne i lokal-

ne problemy środowiska". Treści bezpośrednio związane z różnorodnością biologiczną zawarte są w dziale „Systematyka – zasady klasyfikacji, sposoby identyfikacji i przegląd różnorodności organizmów". Uczniowie poznają budowę i czynności życiowe bakterii, protistów, grzybów, glonów i roślin lądowych, bezkręgowców i kręgowców, określają ich znaczenie dla środowisku i człowieka.

W gimnazjum uczniowie poznają różnorodność gatunkową, przejawy różnorodności w budowie i czynnościach życiowych organizmów, różnorodność zależności między organizmem a środowiskiem oraz między organizmami. Realizacja działu „Genetyka" ma służyć poznaniu przez ucznia struktury podwójnej helisy DNA i wykazaniu jej roli w przechowywaniu informacji genetycznej i powielaniu (replikacji) DNA. W założeniach podstawy programowej jest, aby uczeń gimnazjum zrozumiał, że różnorodność gatunkowa, różnorodność budowy i czynności życiowych organizmów, to sposób uzewnętrzniania się informacji genetycznej. Treści działu „Globalne i lokalne problemy środowiska" z kolei, uświadamiają uczniom, że zmiany klimatyczne, zanieczyszczenia środowiska przyczyniają się do zmniejszania się różnorodności biologicznej. Dużym stopniem trudności charakteryzują się wymagania szczegółowe dotyczące wskazania ewolucyjnych źródeł różnorodności biologicznej. Wymagania te są ważne, gdyż teoria ewolucji jest podstawową koncepcją biologii. W podstawie programowej (2008) zaleca się poznawanie różnorodności gatunkowej na podstawie obserwacji w terenie, przedstawicieli pospolitych gatunków roślin i zwierząt oraz obserwacji mikroskopowej preparatów trwałych (np. tkanek zwierzęcych, organizmów jednokomórkowych) i świeżych (np. skórka liścia spichrzowego cebuli, miąższ pomidora, liść moczarki kanadyjskiej, glony, pierwotniaki).

### **22.5.4.** Różnorodność biologiczna w czwartym etapie edukacyjnym

Jednym z celów ogólnych nauczania w zakresie podstawowym na IV etapie edukacyjnym w szkołach ponadgimnazjalnych jest kształtowanie postaw uczniów wobec przyrody i środowiska. Postawy te powinny się przejawiać rozumieniem znaczenia i konieczności ochrony przyrody; prezentowania szacunku wobec siebie i wszystkich istot żywych; opisywaniem postawy i zachowania człowieka odpowiedzialnie korzystającego z dóbr przyrody. Uczniowie uczący się biologii w zakresie podstawowym, poznają różnorodność biologiczną i jej zagrożenia, uczą się opisywać różnorodność biologiczną na poziomie genetycznym, gatunkowym i ekosystemowym, wskazują przyczyny spadku różnorodności genetycznej, wymierania gatunków, zaniku siedlisk i ekosystemów; przedstawiają wpływ współczesnego rolnictwa na różnorodność biologiczną oraz podstawowe motywy ochrony przyro-

dy (egzystencjalne, ekonomiczne, etyczne i estetyczne), podają przykłady kilku gatunków, które są zagrożone lub wyginęły wskutek nadmiernej eksploatacji ich populacji, a także gatunków, które udało się restytuować w środowisku; wyjaśniają różnicę między ochroną bierną a czynną; przedstawiają prawne formy ochrony przyrody w Polsce; podają przykłady współpracy w ochronie przyrody (np. CITES, Natura 2000, Agenda 21). Podstawa programowa zaleca przeprowadzenie wycieczki do ogrodu zoologicznego, botanicznego lub muzeum przyrodniczego w celu zaznajomienia uczniów z problematyką ochrony gatunków ginących, proponuje się także wycieczkę do najbliżej położonego obszaru chronionego, aby zapoznać się z problematyką ochrony ekosystemów (Podstawa programowa 2008). Wymagania szczegółowe z zakresu podstawowego, to najszersze przedstawienie różnorodności biologicznej na IV etapie edukacyjnym. W zakresie podstawowym, dominującym kontekstem nauczania różnorodności biologicznej, jest jej znaczenie oraz ochrona na wszystkich poziomach: gatunkowym, genetycznym i ekosystemowym.

Cele ogólne nauczania biologii w zakresie rozszerzonym, są pogłębieniem wiedzy, ale jednocześnie są spójne z celami sformułowanymi na niższych etapach edukacji, szczególnie z gimnazjum. Wśród celów ogólnych, odnoszących się do różnorodności biologicznej, zawarte są poznanie świata organizmów na różnych poziomach organizacji życia oraz kształtowanie postaw wobec przyrody i środowiska. Osiągnięcie wymienionych celów ogólnych oznacza opanowanie przez uczniów takich czynności, jak: opisywanie, porządkowanie i rozpoznawanie organizmów; przedstawianie i wyjaśnianie procesów i zjawisk biologicznych; przedstawianie związków między strukturą a funkcją na różnych poziomach organizacji życia; przedstawianie i wyjaśnianie zależności między organizmem a środowiskiem; wskazanie źródeł różnorodności biologicznej i jej reprezentację na poziomie genetycznym, gatunkowym i ekosystemów; interpretacja różnorodności organizmów na Ziemi jako efektu ewolucji biologicznej. Uczeń powinien także rozumieć znaczenie ochrony przyrody i środowiska; znać i rozumieć zasady zrównoważonego rozwoju; prezentować postawy szacunku wobec siebie i wszystkich istot żywych, jak również środowiska; opisywać postawy i zachowania człowieka odpowiedzialnie korzystającego z dóbr przyrody i środowiska; znać prawa zwierząt oraz umieć analizować swój stosunek do organizmów i środowiska. Zatem głównym kontekstem kształcenia w zakresie różnorodności biologicznej, na ty etapie, jest oparcie postaw życiowych młodych ludzi na wartościach szacunku do życia.

W dziale „*Przegląd różnorodności organizmów*”, wymagania szczegółowe dotyczą różnorodności budowy i czynności życiowych organizmów (sposobów odżywiania się, poruszania się, rozmnażania). W dziale „*Różnorodność biologiczna Ziemi*”, uczeń wymienia główne czynniki geograficzne kształtujące różnorodność ga-

tunkową i ekosystemową Ziemi (klimat, ukształtowanie powierzchni), podaje przykłady miejsc charakteryzujących się szczególnym bogactwem gatunkowym; przedstawia wpływ zlodowaceń na rozmieszczenie gatunków, podaje przykłady reliktów, wyjaśnia rozmieszczenie biomów na kuli ziemskiej, odwołując się do zróżnicowania czynników klimatycznych; przedstawia wpływ człowieka na różnorodność biologiczną, podaje przykłady tego wpływu (zagrożenia gatunków rodzimych, indukcja gatunków obcych); uzasadnia konieczność zachowania starych odmian roślin uprawnych i ras zwierząt hodowlanych jako części różnorodności biologicznej; uzasadnia konieczność stosowania ochrony czynnej dla zachowania wybranych gatunków i ekosystemów. Wymienione wymagania szczegółowe są pogłębiane w takich działach, jak: „*Powstawanie gatunków*" oraz „*Pochodzenie życia na Ziemi*".

Na lekcjach biologii zalecana jest obserwacja preparatów świeżych, wybranych jednokomórkowych glonów i cudzożywnych protistów, preparatów trwałych analizowanych grup organizmów, występowania porostów w najbliższej okolicy, zmienności ciągłej i nieciągłej u wybranego gatunków (Podstawa programowa 2008).

## **22.6.** Podsumowanie

Dominującym kontekstem ujmowania zagadnień różnorodności biologicznej w podstawie programowej na wszystkich etapach edukacyjnych w Polsce, jest ochrona przyrody i środowiska. Dużo uwagi poświęcono również (szczególnie w gimnazjum i w szkole ponadgimnazjalnej – zakres rozszerzony) przejawom różnorodności biologicznej w budowie, czynnościach życiowych, zależnościach między organizmami oraz między organizmami a ich środowiskiem życia. Cele biologii w zakresie rozszerzonym realizowane są na podstawie treści już uprzednio opanowanych przez uczniów. Zwraca się uwagę na wszystkie formy ochrony różnorodności biologicznej, tj. na poziomie genetycznym, gatunkowym i ekosystemowym.

Koniecznym wymogiem w nauczaniu jest zachowanie spójności i integracji treści dotyczących różnorodności biologicznej na poszczególnych etapach edukacji. Jednak wymóg ten nie jest spełniany w przypadku powiązania różnorodności biologicznej z różnorodnością kulturową, a także w przypadku wykazania zależności jakości życia człowieka od stanu różnorodności biologicznej i utrzymania trwałości życia na Ziemi. W zbyt małym stopniu uświadamia się uczniom, że wszystko, co wpływa na różnorodność biologiczną odciska również piętno na jakości życia człowieka. Różnorodność biologiczna pozwala adaptować się do nowych warunków w dzisiejszym, gwałtownie zmieniającym się świecie (Batorczak, Kalinowska 2010). Zagadnienia związane z rolą różnorodności biologicznej w medycynie, rolnictwie,

leśnictwie są okazją na wykazanie, w jaki sposób sieć zależności ekologicznych przekłada się na jakość życia człowieka, jest też okazją na wykazanie nierozłącznych związków między sferą ludzką i przyrodniczą. W większym zakresie należałoby wykazać: 1) powiązania różnorodności biologicznej z różnorodnością kulturową; 2) związek między różnorodnością biologiczną a jakością życia człowieka; 3) budowanie szacunku dla różnorodności biologicznej w oparciu o wartości. Zachowanie różnorodności biologicznej jest niezbędnym warunkiem rozwiązywania problemów współczesnej cywilizacji. Aby kształtować takie przekonanie, niezbędne jest uwzględnienie problemów różnorodności biologicznej w treściach nauczania na wszystkich etapach edukacji oraz w popularyzowaniu tych problemów w mediach.

## Literatura


Batorczak A., Kalinowska A. (red.). 2010. Na spotkanie różnorodności biologicznej. Szkolne obserwacje drzew – Poradnik Nauczyciela. Uniwersytet Warszawski, Warszawa.

Cichy D. 2012. Różnorodność biologiczna jako moduł nauczania szkolnego. [W:] 111 Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis. Studia ad Didacticam Biologiae Pertinentia II. Wydawnictwo Naukowe UP, Kraków.

Kalinowska A. 2011. Dla trwałości życia – różnorodność biologiczna a dobrostan ludzkości. [W:] A. Kalinowska (red.). Wybrane zagadnienia z ekologii i ochrony środowiska. Różnorodność biologiczna w wielu odsłonach. UW UCB, Warszawa.

Konwencja o różnorodności biologicznej, sporządzona w Rio de Janeiro dnia 5 czerwca 1992 r., ratyfikowana przez Polskę w roku 1996 (Dz. U. z 2002 r. Nr 184 poz. 1532).

Morka D. 2010. Kształtowanie postaw proekologicznych uczniów liceum w ramach Comenius Projecy – Sustainable Energy [W:] L. Tuszyńska (red.). Edukacja środowiskowa w społeczeństwie wiedzy. Uniwersytet Warszawski, Warszawa.

Obrębska M. 2012. Studenci wobec bioróżnorodności. [W:]111 Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis. Studia ad Didacticam Biologiae Pertinentia II. Wydawnictwo Naukowe UP, Kraków.

Potyrała K. 2012. Wstęp. [W:] 111 Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis. Studia ad Didacticam Biologiae Pertinentia II. Wydawnictwo Naukowe UP, Kraków.

Podstawa programowa kształcenia ogólnego – Rozporządzenie Ministerstwa Edukacji Narodowej z dnia 23 grudnia 2008 r. (Dz. U. z 2009 r. Nr 4, poz. 7).

Skubała P., Kukowka I. 2010. Zrozumieć przyrodę na nowo. Zeszyty Ekologiczne 1. Pracownia na rzecz Wszystkich Istot, Bystra.

Raport z badania ilościowego. Stan świadomości i postaw mieszkańców Polski wobec utraty bioróżnorodności biologicznej. [dostęp 12.2010]. Dostępny w Internecie: www.mos.gov.pl/g2/big/.../fe61746fcc80845867445b25bb4d2857.pdf.

Stawiński W. (red.). 2006. Dydaktyka biologii i ochrona środowiska. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Tuszyńska L. 2008. Diagnoza stanu edukacji środowiskowej społeczności lokalnych w wybranych regionach Polski. Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.

Walosik A. 2012. Zrównoważony rozwój i bioróżnorodność w formalnym systemie kształcenia [W:] 111 Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis. Studia ad Didacticam Biologiae Pertinentia II. Wydawnictwo Naukowe UP, Kraków.